

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи



Шурупова Яна Андреевна

**Эволюция представителей надсемейства Progonocytheracea (Ostracoda,
Crustacea) в юре Среднерусского моря**

Специальность 03.02.04 – зоология

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научные руководители:

Д.б.н. Журавлев Андрей Юрьевич

Д.г.-м.н. Тесакова Екатерина Михайловна

Москва – 2021

Оглавление	
Список сокращений	4
ВВЕДЕНИЕ.....	5
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	14
1.1. Краткий обзор класса Ostracoda Latreille, 1806	14
1.2. Половая система и диморфизм	18
1.3. Половой диморфизм раковин и его типы	23
1.4. Размножение и онтогенез	30
1.5. Изучение эволюции полового диморфизма остракод	31
1.6. Микроэволюционная палеонтология	35
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	44
2.1. Материалы исследования	44
2.2. Методы технической обработки и научного изучения материала	46
2.3. Фациальная характеристика среднеюрских разрезов и обстановки в морях ВЕП	52
2.4. Петромагнитные данные	54
2.5. Систематический список изученных остракод	56
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ. Морфология и онтогенез раковины изученных видов остракод надсемейства Progonocytheracea из средней юры РП	58
3.1. <i>Camptocythere (C.) lateres</i> Tesakova et Shurupova, 2017	58
3.2. <i>Palaeocytheridea (P.) kalandadzei</i> Tesakova, 2013	66
3.3. Род <i>Lophocythere</i> Sylvester-Bradley, 1948.....	72
3.3.1. <i>Lophocythere karpinskyi</i> (Mandelstam in Lyubimova, 1955).....	75
3.3.2. <i>Lophocythere bucki</i> Lutze, 1960	80
3.3.3. <i>Lophocythere tuberculatus</i> sp. nov.	85
3.3.4. <i>Lophocythere ex gr. scabra</i> Triebel, 1951	89
3.3.5. <i>Lophocythere acrolophos</i> Whatley, Ballent, et Armitage, 2001.....	92
3.3.6. <i>Lophocythere interrupta</i> Triebel, 1951	96
3.3.7. <i>Lophocythere «mosaicum»</i> (с мозаичным сочетанием признаков)	100

ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ. Микроэволюционные изменения у изученных остракод.....	103
4.1. Эволюция скульптуры раковины <i>Camptocythere (C.) lateres</i>	104
4.2. Эволюция скульптуры раковины <i>Palaeocytheridea (P.) kalandadzei</i>	108
4.3. Эволюция скульптуры раковины остракод рода <i>Lophocythere</i>	110
4.4. Этапы эволюции <i>Lophocythere</i> в Среднерусском море	112
4.5. Гетерохронии и половой диморфизм у <i>Lophocythere</i>	113
ВЫВОДЫ.....	116
БЛАГОДАРНОСТИ	118
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	119

Список сокращений

ВЕП – Восточно-Европейская платформа;

ЗК – задний конец раковины;

ПК – передний конец раковины;

РП – Русская плита;

А-1, А-2 и т.д. – возрастные стадии (где А-8 – первая);

Ad. – створка или целая раковина половозрелой особи;

С – целая раковина (от “complete shell”);

С₁ – нижний подъярус келловейского яруса среднеюрского отдела;

С₃ – верхний подъярус келловейского яруса среднеюрского отдела;

LV – левая створка раковины;

RV – правая створка раковины.

ВВЕДЕНИЕ

Современная эволюционная биология рассматривает широкий спектр данных – в том числе данные палеонтологических исследований. Причем именно данные по ископаемым организмам позволяют выявлять как макро-, так и микроэволюционные закономерности, проявляющиеся в течение длительных временных интервалов (от десятков тысяч до сотен миллионов лет).

Микроэволюционные исследования на ископаемом материале требуют наличия весьма полных разрезов – толщ осадочных пород, накапливавшихся практически без перерывов хотя бы на протяжении одного-двух миллионов лет, и быть хорошо охарактеризованными палеонтологическими остатками. Обстановки, благоприятные для формирования таких отложений, в основном приурочены к нижней сублиторали (внешний шельф) и большим глубинам, а также к крупным долговременным внутриконтинентальным бассейнам. Наоборот, условия осадконакопления на мелководье, из-за постоянных размывов, перемывов и концентрации наиболее устойчивых скелетов, приводят к конденсации остатков разновозрастных организмов в одном даже маломощном (первые сантиметры) слое. Из-за ограниченного поступления осадочного материала и мощных подводных течений не исключены скрытые перерывы (длительностью до первых миллионов лет) и в глубоководных отложениях, которые трудно выявить из-за однородности осадочных отложений. Например, при изучении глубоководных разрезов, охватывающих последние 10 млн лет земной истории (поздний миоцен – настоящее время), отобранных из акваторий Индийского и Атлантического океанов, представления об эволюции фораминифер *Globorotalia tumida* (Brady, 1877) и близких видов менялись неоднократно по мере уточнения условий формирования донных осадков. Различия в оценках скорости осадконакопления и влияния водных масс с разной температурой заставляло менять взгляды от скачкообразной эволюции – «прерывистого градуализма» (Malmgren et al., 1983) до более плавных изменений (McLeod, 1991; Hull, Norris, 2009) и в конце концов до

построения сложной многофазной политипической модели эволюционных изменений этой видовой группы фораминифер (Knappertsbusch, 2016).

Подобные микроэволюционные исследования должны проводиться на массовом материале для получения статически достоверных выводов. Именно поэтому такие работы выполнялись чаще всего на микрофауне, например, на раковинах ризарий – фораминифер и полицистин (радиолярий) (Kellog, 1983; Hunt, 2008; Strotz, Allen, 2013) и панцирях остракод (Reyment, 1982a, b, 1993).

Мелкие ракушковые раки (Ostracoda) – класс ракообразных, тело которых заключено в известковую двустворчатую раковину (карапакс). Ископаемая летопись остракод – одна из самых полных среди членистоногих – охватывает более 500 млн лет. Эта группа, пережив пять массовых вымираний, и по сей день остается многочисленной и разнообразной. Среди остракод выделяются виды-биоиндикаторы, приуроченные к определенным экологическим условиям, и анализ их встречаемости в разрезах является дополнительным инструментом для реконструкции изменений среды. Кроме того, ракушковые раки имеют важное значение для биостратиграфии и корреляции – расчленения осадочных толщ на возрастные комплексы и их сопоставления.

Актуальность избранной темы.

Для изучения микроэволюционных процессов на ископаемом материале, предпочтительно выбирать группы с долгой геологической историей, скелетами, хорошо сохраняющимися в ископаемом состоянии в массовых количествах, ярко выраженным половым диморфизмом и четко разграниченными возрастными стадиями, что позволяет изучать развитие признаков и возникновение гетерохроний у самок и самцов отдельно. Всем этим критериям отвечают остракоды, которые имеют огромный потенциал для изучения эволюции полового диморфизма, онтогенеза, видообразования, анализа биоразнообразия и т.д. Перспективы использования остракод (современных и ископаемых) в междисциплинарных и эволюционных исследованиях определяются не только

изучением уникальных для этой группы явлений (например, разнообразие типов полового диморфизма), но и выявлением общих закономерностей эволюции.

В качестве модельного объекта были выбраны мезозойские остракоды Русской плиты. Они происходят из относительно глубоководных и непрерывных разрезов и представляют массовый материал хорошей сохранности. На основании данной выборки остракод, принадлежащих к одному надсемейству, можно выявить микроэволюционные процессы, которые протекали на протяжении примерно 3,5 млн лет, что невозможно при изучении никаких современных объектов.

Степень разработанности темы. Юрские остракоды Русской плиты активно изучаются с 30-х годов двадцатого века, что было связано с широкомасштабными геологоразведочными работами. К настоящему времени описано около 200 видов, систематика которых требует ревизии и переосмысления, а главным итогом их изучения были стратиграфические и палеоэкологические реконструкции (Тесакова, 2020), но не эволюция. Известна единственная статья по филогении рода *Palaeocytheridea* (Тесакова, 2013), построенной сравнительно-морфологическим методом.

Первые шаги в изучении эволюции юрских остракод РП были предприняты автором диссертации. Впервые на юрском материале выявлены гетерохронии у видов *Camptocythere (Camptocythere) lateres* Tesakova et Shurupova, 2017 (Shurupova, Tesakova, 2017) и *Lophocythere acrolophos* Whatley, Ballent et Armitage, 2001 (Shurupova, Tesakova, 2019; Шурупова, Тесакова, 2020). У последнего также описан преждевременный половой диморфизм.

Цели и задачи. Целью работы является изучение микроэволюционных процессов на палеонтологическом материале у остракод надсемейства Progonocytheracea из средней юры Русской платформы.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- Описание морфологии раковины и выявление видовых признаков у представителей родов *Camptocythere*, *Palaeocytheridea*, *Lophocythere* из средне- и верхнеюрских морских отложений Центральной России.
- Изучение онтогенеза скелета.
- Анализ изменения систематического состава *Lophocythere* в среднеюрскую эпоху – в течение келловейского века (около 166,1–163,5 млн лет назад).
- Сравнение морфологии раковин ранне- и позднекелловейских лофоцитер.
- Сравнение морфологии раковин позднебайосских видов *Palaeocytheridea (P.) kalandadzei* и *Camptocythere (C.) lateres* с разных уровней разреза (т.е. из разных временных промежутков).
- Выявление эволюционно консервативных и пластичных признаков, изменений на разных стадиях онтогенеза и у разных полов (гетерохронии, преждевременный половой диморфизм) и оценка темпов их появления, рассчитанной по циклам Миланковича.
- Оценка влияния на видообразование остракод внешних факторов среды.

Объект и предмет исследования. Объектом исследования выбраны остракоды родов *Camptocythere*, *Lophocythere* и *Palaeocytheridea*. Их представители были широко распространены и обильны в среднеюрских морях Европы и имели ярко выраженную скульптуру, облегчающую анализ морфологии. Предмет – микроэволюция морфологии и онтогенеза у изученных остракод.

Научная новизна работы. Впервые подробно изучены и описаны онтогенезы среднеюрских представителей родов *Camptocythere*, *Palaeocytheridea*, *Lophocythere*, встречающихся на Русской плите. Выявлены эволюционно пластичные и консервативные морфологические признаки. Показано отсутствие взаимосвязи морфологических изменений с палеоэкологическими обстановками. Темпы эволюции рассчитывались с помощью орбитально-климатических циклов Миланковича по петромагнитным данным для изученных толщ осадочных отложений. У видов *Camptocythere (C.) lateres*, *Palaeocytheridea (P.) kalandadzei*, *Lophocythere karpinskyi* и *L. bucki* обнаружены гетерохронии по скульптуре

раковины. А у видов *Lophocythere acrolophos* и *L. interrupta* зафиксированы гетерохронии, затрагивающие замок раковины только у самцов. Подобное явление впервые установлено на мезозойском материале (ранее известные примеры относятся к позднекайнозойским формам). Описано сходство скульптуры у видов *Lophocythere karpinskyi* и *L. bucki*, которое возникло в результате вторичной гомологии (гомоплазии). Выявлены последовательные этапы освоения Среднерусского моря лофоцитерами, с дестабилизацией адаптивной нормы морфологии раковины на раннем этапе, с последующей стабилизацией.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные результаты могут использоваться в образовательных целях (для студентов биологических и геологических факультетов). Новые данные о темпах эволюции позволяют лучше понять процессы и темпы видообразования, а также роль гетерохроний и полового диморфизма в происхождении видов. Новые данные по эволюции рода *Lophocythere* не только выявляют пути развития этой группы, но и подтверждают фундаментальные закономерности эволюции. Поэтому работа носит фундаментальный характер.

Практическая ценность данной работы заключается в том, что она показывает значимость сочетания детальных морфологических исследований с геологическими методами высокого временного разрешения для выявления темпов микроэволюционных процессов.

Методология диссертационного исследования. Использовались данные, полученные при помощи сканирующей электронной микроскопии, морфометрии, морфологического анализа. Полученные результаты анализировались в совокупности со стратиграфическими, петромагнитными и палеоэкологическими данными.

Положения, выносимые на защиту:

1. Эволюционно консервативные признаки раковин *Palaeocytheridea* и *Lophocythere* – макроскульптура и замок, а у *Camptocythere* только замок. Эти признаки не изменились у лофоцитер за 370 000 лет, а у палеоцитеридей и камптоцитер за примерно 850 000 лет. Эволюционно пластичным признаком

являлась мезоскульптура, по которой выявлены гетерохронии у *Palaeocytheridea*, *Camptocythere* и *Lophocythere*.

2. В истории рода *Lophocythere* в течение 3,5 млн лет в Среднерусском море описан кладогенез и филетическая эволюция. В раннекелловейское время наблюдается дестабилизация морфологических признаков и высокое видовое разнообразие. В позднекелловейское – фиксируется низкое разнообразие и стабилизация адаптивной нормы.
3. В строении раковин взрослых самцов *Lophocythere acrolophos* и *L. interrupta* сохранялись ювенильные признаки.
4. У взрослых представителей *Lophocythere karpinskyi* и *L. bucki* сходство скульптуры возникает в результате гомоплазий.
5. Онтогенезы у всех изученных *Lophocythere* были стабильны в течение 370 000 лет в среднем-позднем келловее, но менялись в более длительном временном промежутке всего келловейского века (3,5 млн лет). При переходе от раннего к среднему келловее, ювенильный признак начал проявляться на раковинах взрослых представителей *Lophocythere karpinskyi* и *L. bucki*. Также гетерохронии в скульптуре раковины у взрослых представителей *Camptocythere (C.) lateres* (пераморфоз) и *Palaeocytheridea (P.) kalandadzei* (педоморфоз) произошли в позднем байосе-раннем бате за 850 000 лет.
6. Микроэволюционные процессы у изученных видов, выражавшиеся в конечном счете в морфологических изменениях раковины, занимали огромные интервалы времени, измеряемые сотнями тысяч лет, и не были связаны с вариациями среды обитания.

Степень достоверности полученных результатов достигается высоким уровнем представительности исследованных экземпляров, применением стандартных морфометрических, палеонтологических, стратиграфических и петромагнитных методов. Выводы основаны на анализе обширных литературных данных по изученному подтипу ракообразных.

Апробация полученных результатов. Материалы диссертации были представлены на следующих научных конференциях:

Международные:

1. 19-я Международная Пушинская школа-конференция молодых ученых «Биология – наука XXI века» (20 – 24.04.15, Пушино), устный доклад;
2. Second Meeting of Asian Ostracodologists (27 – 30.07.16, Yunnan University, China), постер;
3. Jurassica XIII International conference (19 – 23.06.17, Zakopane, Poland), постер;
4. 18th International Symposium on Ostracoda (27 – 31.08.17, University of California, Santa Barbara, CA USA), постер;
5. 4th International Congress on Invertebrate Morphology (18 – 23.08.17, MSU, Moscow), постер;
6. 3-я Международная конференция «Современные проблемы биологической эволюции» (16 – 20.10.2017, Москва), устный доклад;
7. Международная научная конференция «Ракообразные: разнообразие, экология, эволюция» (30.10 – 2.11.2017, ФГБУН ИПЭЭ РАН, Москва), устный доклад;
8. XXII Международная научная конференция (Школа) по морской геологии “Геология морей и океанов” (20 – 24.11.17, ИО РАН, Москва), постер;
9. 5th International Palaeontological Congress (9 – 13.07.2018, Paris, France), устный доклад;
10. 9th European Ostracodologists’ Meeting (18 – 22.07.2019, Gdansk, Poland), устный доклад.

Всероссийские:

11. «Землеведение: история, достижения, перспективы» Общероссийская научная конференция, посвященная 65-летию лет со дня основания и 60-летию открытия экспозиции Музея землеведения МГУ им. М.В. Ломоносова (16 – 19.11.15, МГУ, Москва), устный доклад;

- 12.Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения палеонтологического общества при РАН (Палеострат-2016) (26 – 27.10.16, ПИН РАН), устный доклад;
- 13.Юрская система России: Проблемы стратиграфии и палеогеографии. Седьмое всероссийское совещание с международным участием (18 – 22.09.17, ГИН РАН), устный доклад;
- 14.14 Всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов (2 – 4. 10.17, ПИН РАН), устный доклад;
- 15.Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: онтогенез и формирование биологического разнообразия (22 – 24.11.17, ПИН РАН), устный доклад;
- 16.Годичное собрание (научная конференция) Секции палеонтологии МОИП и Московского отделения палеонтологического общества при РАН (Палеострат-2018) (29 – 21.01.2018, ПИН РАН), устный доклад;
- 17.XVII Всероссийское Микрорпалеонтологическое совещание «Современная микрорпалеонтология – проблемы и перспективы» (24 – 29.09.2018, Казань), устный доклад;
- 18.15 Всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов "Современная палеонтология: классические и новейшие методы" (совместно с LVIII конференцией молодых палеонтологов МОИП) (1 – 3.10.2018, ПИН РАН), устный доклад;
- 19.Юбилейная конференция в честь 160-летия кафедры зоологии беспозвоночных «Зоология беспозвоночных – новый век» (19 – 21.12.2018, Москва), постер;
- 20.Экзолит-2019. Фациальный анализ в литологии: теория и практика (27 – 28.05.2019, Москва), устный доклад;
- 21.16 Всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов "Современная палеонтология: классические и новейшие методы" (14 – 16.10.2019, ПИН РАН), устный доклад;

22. Юрская система России: Проблемы стратиграфии и палеогеографии.

Восьмое всероссийское совещание с международным участием (7 – 10.09.20, ГИН РАН), устный доклад.

Личный вклад автора. Автор принимал участие во всех этапах работы: техническая обработка материала и работа с уже отобранными коллекциями (любезно предоставленными Тесаковой Е.М.); определение видов на начальных этапах проводилось совместно с Тесаковой Е.М., далее – самостоятельно; использование методов электронной микроскопии, анализ научной литературы проводились самостоятельно, интерпретация полученных результатов и их публикация в научных журналах проводилась совместно с научными руководителями, а их представление на научных конференциях – самостоятельно.

Публикации по теме диссертации. По материалам диссертации опубликовано 30 печатных работ. Из них 4 статьи в журналах из списка Scopus, Web of Science, 6 статей в научных сборниках. 20 работ (тезисы) опубликовано в материалах международных и всероссийских конференций.

Структура и объем диссертации. Работа состоит из введения, 4 глав, выводов, списка литературы из 175 источников. Работа изложена на 137 страницах, включает в себя: 50 рисунков, 1 фототаблицу и 2 таблицы.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Краткий обзор класса Ostracoda Latreille, 1806

Остракоды (Ostracoda), или ракушковые раки, относятся к подтипу ракообразных, типу членистоногие (Рупперт и др., 2008; Armstrong, Brasier, 2013). Несмотря на свой микроскопический размер, эти животные были известны человечеству еще до изобретения микроскопа, о чем свидетельствует орнамент на керамике индейцев пуэбло (Wilkinson et al., 2016), возрастом 1000-1150 гг. н.э., найденной в шт. Нью-Мексико (США). По этим изображениям ученым удалось даже определить, к какому роду принадлежат рачки – это представители семейства Cyprididae Baird, 1845 род *Chlamydotheca* Saussure, 1858 или *Megalocypris* Sars, 1898 (Neale, 1988; Wilkinson et al., 2016).

Впервые в научной литературе остракоды были описаны Карлом Линнеем в 1746 г (Linnaeus, 1746). К отдельному подклассу ракообразных их отнес французский ученый Пьер Андре Латрейль в 1806 г. Первых известных ископаемых остракод описал другой француз – Ансельм Гаэтан Демаре.

Остракоды обитают как в пресных, так и морских водах. Некоторые виды освоили и гиперсоленые водоемы (>40‰) (Armstrong, Brasier, 2013). В морях они встречаются на разных глубинах (отмечены до 5,5 км), но максимально разнообразные и многочисленные сообщества ракушковых раков сосредоточены на шельфе. В пресных водоемах они также встречаются повсеместно: в реках, озерах, болотах, некоторые виды обнаружены в подземных водах и даже горячих источниках (Бронштейн, 1947; Рупперт и др., 2008). Известны виды, приспособившиеся к жизни в гниющей подстилке влажных тропических лесов и на деревьях, в пазухах листьев, заполненных водой. Остракоды не смогли освоить сушу вне влажных местообитаний. К наземным относятся представители семейства Terrestrialcytheridae Schornikov, 1969, которые обитают в почве, гниющих пнях и среди мелкой гальки в супралиторали (множество щетинок на теле рачка

задерживают влагу, что позволило приспособиться к подобным условиям) (Шорников, 1969; Horne et al., 2004; Шорников, Зенина, 2014).

Остракоды – одна из самых крупных групп ракообразных – более 33000 современных и вымерших видов (Armstrong, Brasier, 2013). Палеонтологическая летопись этого класса – самая полная среди ракообразных, охватывает огромный временной промежуток, начиная со среднего кембрия (Хазанович и др., 1984; Tolmacheva et al., 2003; Williams et al., 2011), а наиболее древние остатки этих рачков с фоссилизированными конечностями и некоторыми другими органами известны из лагерштеттов: верхнеордовикского трилобитового слоя Бичера (шт. Нью-Йорк, США; возраст 450 млн лет) и нижнесилурийского Херефордшира (Англия; 430 млн лет) (Siveter et al., 2003a, 2010, 2013, 2014, 2018). Кроме того, отдельные мандибулы, которые могли бы принадлежать представителям этого класса, довольно часто встречаются среди органических остатков из мацератов позднекембрийского-среднеордовикского возраста (Harvey et al., 2012; Nowak et al., 2018). Представители отрядов *Palaeoscopida* Henningsmoen, 1953, *Myodocopida* Sars, 1866 и *Podocopida* Sars, 1866 известны из более поздних отложений (Tinn, Meidla, 2004; Salas et al., 2007; Armstrong, Brasier, 2013).

Вопрос о самых ранних остракодах остается открытым, так как многие кембрийские находки двустворчатых членистоногих представлены исключительно раковинами, без конечностей, по которым не всегда возможно однозначно определить их систематическую принадлежность. Однако некоторые кембрийские раковины относят к остракодам по характерной морфологии – спинной край створок прямой, а ярко выраженный рельеф характерен для ордовикских палеокопид (Melnikova et al., 1997; Vannier et al., 2005; Williams et al., 2007). Сложность изучения ранних этапов эволюции остракод в том, что в кембрийском периоде, помимо них, существовало еще несколько групп мелкоразмерных членистоногих с двустворчатым карапаксом, возникшим в результате конвергентной эволюции, и ранее ошибочно относимых к остракодам – брадорииды и фосфатокопины (Siveter et al., 2003b; Newman, 2005; Williams et

al., 2008). Обе эти группы играли весьма заметную роль в морских бентосных сообществах с середины раннего кембрия до среднего ордовика, их раковины встречаются в большом количестве во всех известных лагерштеттах и составляют заметную долю в комплексах мелкораковинных скелетных ископаемых, которых извлекают, растворяя известковые породы и фосфориты. Строение их раковин принципиально отличается от такового остракод (отсутствует замок и мускульные отпечатки аддуктора), а после находок конечностей стало ясно, что обсуждаемые группы относятся либо к стволовым группам членистоногих в целом (брадорииды с известковой раковиной), либо к стволовым группам ракообразных (фосфатокопины с первично фосфатной или органической раковиной). Брадорииды имели 10 пар конечностей без коксы (Hou et al., 2010; Zhang, Pratt, 2012; Zhai et al., 2019). У фосфатокопин головные конечности дифференцировались на антеннулы, антенны и мандибулы с коксой, первые максиллы, но оставался сильно развитый гипостом и не дифференцировались вторые максиллы (Siveter et al., 2001, 2003b; Zhang, Pratt, 2012). К сожалению, такие находки встречаются значительно реже, чем сами раковины, что усложняет определение. Возможно, брадорииды – полифилетический таксон, который включает в себя разные группы членистоногих (Vannier et al., 2005).

С середины ордовикского периода именно остракоды стали господствующей группой мейобентоса среди членистоногих. Исчезновение брадориид и фосфатокопин совпадает с ростом концентрации кислорода в Мировом океане, который начался в позднем кембрии, вследствие чего мелкие морские организмы приспособились к дыханию всей поверхностью тела, а крупные обзавелись перистыми жабрами (Williams et al., 2011). Некоторые остракоды, благодаря мелким размерам, смогли приспособиться к обитанию в толще осадка, который с течением времени становится более насыщенным кислородом по мере его переработки все большим количеством биотурбаторов (Williams et al., 2011; Журавлев, 2018). Слабо минерализованные и тонкие раковины брадориид и фосфатокопин, кроме того, неплотно смыкались из-за

отсутствия мышц-аддукторов, что, вероятно, не позволило им освоить эти богатые пищей местообитания и сделало легкой добычей все более разнообразных и активных эпибентосных и некто-бентосных хищников (Vannier et al., 2005; Williams et al., 2011; McMenamin, 2020). Остракоды, в отличие от них, могли плотно смыкать створки раковины и зарываться в осадок, чтобы использовать его как источник пищи, избегать хищников, а также занять зоны с более низким (гипоксическим) кислородным режимом. Ордовикские комплексы остракод сначала были очень бедны (1-2 вида), но затем их разнообразие возросло, и они стали важной частью пищевых цепочек, что фиксируется по появлению их раковин в копролитах (Williams et al., 2011).

Современные остракоды из разных групп, несмотря на физиологические отличия, одинаково избегают перенасыщенную кислородом воду, стараясь мигрировать в воды, где уровень кислорода ниже. У миодокопид может наблюдаться более сложный поведенческий ответ, например, в условиях с повышенным для этой группы уровнем кислорода они строят «домики» из илистых частиц, песчинок и секретируемой слизи, где прячутся в дневное время суток. А вид *Cylindroleberis mariae* (Baird, 1850) даже строит гнезда, куда зарываются несколько особей. Они активны в ночное время суток, а днем зарываются в осадок (Williams et al., 2011).

Находки самых древних остракод приурочены исключительно к морским отложениям и представлены бентосными формами, и до сих пор максимальное видовое разнообразие остракод связано именно с морскими донными экосистемами. Признаки адаптации к планктонному образу жизни отмечены на раковинах силурийских представителей, но достаточно многочисленные находки раковин планктонных остракод известны с юры. Пресные воды были освоены ими в начале каменноугольного периода, где остракоды широко распространились уже к середине периода (Williams et al., 2008). Раковины планктонных и пресноводных остракод более тонкие и менее обызвествленные, поэтому хуже сохраняются в ископаемом виде. Лучше всего раковины сохраняются в глинистых и известковых

осадочных породах, плохо в песчаных, т.к. подвергаются абразии и растворению. Известны немногочисленные находки в янтаре (Matzke-Karasz et al., 2014; Xing et al., 2018).

Размеры большинства современных (и вымерших мезозойских и кайнозойских) остракод достигают 0,25–1,5 мм в длину, они относятся к мейобентосу (Мокиевский, 2009; Мокиевский и др. 2015). Палеозойские представители могли достигать 10 см (Практическое руководство..., 1990).

1.2. Половая система и диморфизм

подавляющее большинство остракод раздельнополы (Рисунок 1) (Рупперт, 2008). Органы размножения у самцов представлены парными мешочками семенной железы, расположенными с обеих сторон тела по бокам, семяпроводам и сложным совокупительным органам – гемипенисам (кроме представителей *Halocyprida* Dana, 1853, у которых гемипенис не парный). Строение копулятивных органов сложное и видоспецифично, что обеспечивает прекопулятивную изоляцию (Cohen, Morin, 1990; Karanovic, 2012).

У самок также репродуктивная система состоит из парных органов: половые отверстия, яйцеводы и яичники (Karanovic, 2012; Smith et al., 2015).

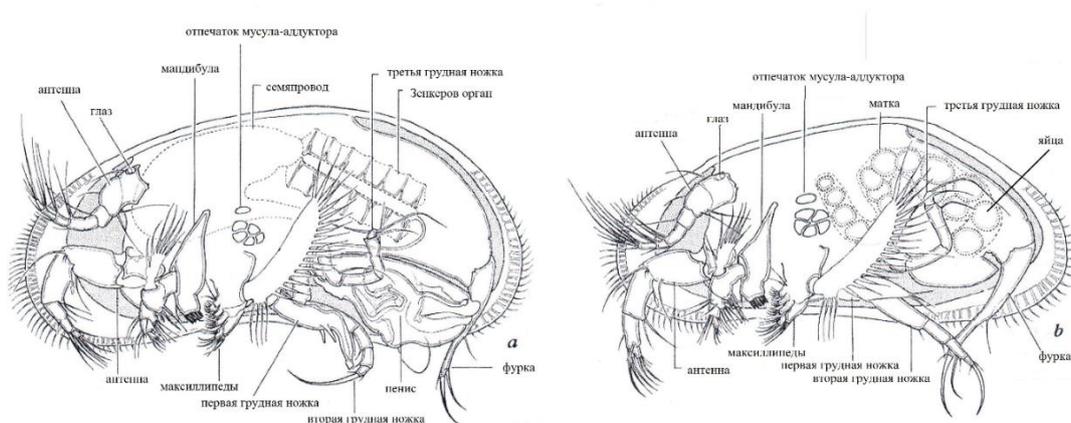


Рисунок 1. Строение раковин: а – самца; б – самки на примере современного вида *Candona suburbana* Hoff, 1942 (по Moore, 1961).

Оба пола у современных особей можно различить по внешнему виду, зачастую даже не вскрывая раковины, так как половые органы просвечивают через створки (Занина, Поленова, 1960; Smith et al., 2015). Половые органы остракод, как правило, полностью размещаются внутри тела, поэтому их отпечатки на раковинах не остаются. Но у некоторых кайнозойских современных и миоценовых видов пресноводных ципридокопин яичники и семенники свободно располагаются в полости створок, на внутренней стороне которых иногда остаются отпечатки и сохраняются в ископаемом виде (Рисунок 2). По этим отпечаткам может быть реконструировано строение половых органов (Moore et al., 1961; Николаева, Аладин, 1989).

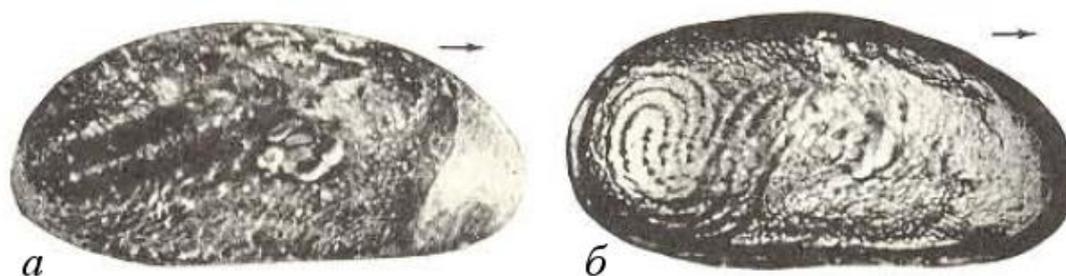


Рисунок 2. Раковины пресноводных и солоноватоводных миоценовых *Moenocypris francofurtana* Triebel, 1959, RV. Вид снаружи, стрелкой отмечен передний конец, а – самка с отпечатком яичника; б – самец с отпечатком семенников (по Moore et al., 1961).

У многих видов раковины самцов более длинные; а задний конец раковины у самок шире и выше, чем у самцов. Чаще всего, раковины с большей выпуклостью заднего конца принадлежат самкам (Ozawa, 2013). Были обнаружены раковины с выводковыми камерами, где внутри находились личинки того же вида (*Beyrichia kloedeni* McCoy, 1846) (Horne et al., 1998).

Половой диморфизм может проявляться в асимметрии конечностей, например, у подокопид вида *Bicornucythere bisanensis* Okubo 1975, известного из

слоноватоводного бассейна Японии, подомер правой первой торакальной конечности у самцов в полтора раза крупнее и более мускулистый, чем у самок. Это явление получило объяснение при видеозаписи копуляции. Такая конечность оказалась адаптацией к брачному ухаживанию. Перед спариванием самец вращает раковину самки вокруг продольной оси три или четыре раза, используя эту конечность, потом создает вибрацию и только после этих манипуляций происходит копуляция. На каком-то из этих этапов партнеры, неподходящие по возрасту или полу, могут вырваться. При просмотре записей видно, что, хотя самцы и самки передвигаются с одинаковой скоростью, но первые чаще падают на бок и менее устойчивы. Диморфизм конечностей – неадаптивный признак, который возник за счет полового отбора (Abe, Vanier, 1991; Ozawa, 2013).

Подобные «ритуалы ухаживания» помогают сохранить баланс между активностью самцов, которые пытаются оплодотворить максимально возможное количество партнеров, и ошибочными спариваниями (Ozawa, 2013).

Самцы обладают более развитыми органами чувств, некоторые имеют видоизмененные конечности для схватывания самок (Cohen, Morin, 1990; Karanovic, 2012).

Половые отверстия у самцов открываются на вершинах пенисов, расположенных перед фуркой. У некоторых видов для копуляции у самцов имеется зенкерообразный орган (Рисунок 1 а, 3), минерализованные слепки которого встречаются в раковинах с мелового периода и свидетельствуют о том, что гигантские половые клетки у циприидных остракод были уже тогда (Matzke-Karasz et al., 2009).

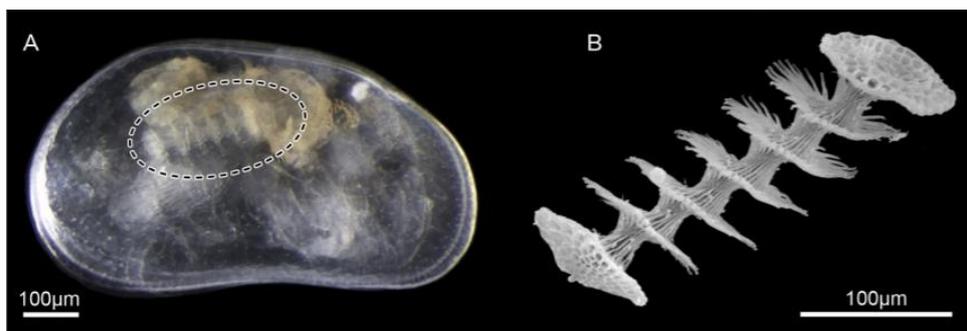


Рисунок 3. Зенкеров орган остракоды *Pseudocardona marchica* (Hartwig, 1899), а – вид раковины сбоку; b – орган Зенкера, СЭМ-фото (Yamada et al., 2014).

Это предположение подтвердилось в 2020 году благодаря находкам в ископаемой смоле – бирмите (меловой период возраст ок. 100 млн лет) нескольких экземпляров остракод с хорошо сохранившимся мягким телом, в том числе и сперматозоидами, уцелевшими в семяприемниках самок (Wang et al., 2020).

Стенки зенкерова органа сокращаются и обеспечивают выталкивание сперматозоидов наружу. У некоторых видов ракушковых раков мужские половые клетки могут достигать огромной величины. Например, у рода *Cypris* (Müller, 1776), при длине тела 1 мм, сперматозоиды достигают размера 10 мм (Рупперт и др., 2008). Это одни из самых крупных мужских половых клеток (по отношению к размеру тела) у животных (Brusca, Brusca, 2003). Большая часть длины приходится на хвост сперматозоида (Рисунок 4). В онтогенезе зенкеров орган появляется только после последней линьки, но продолжает развиваться какое-то время, прежде чем станет функционировать (Yamada et al., 2014). Скорее всего такая гипертрофия половых клеток является результатом «спермовых войн» (Matzke-Karasz et al., 2014).

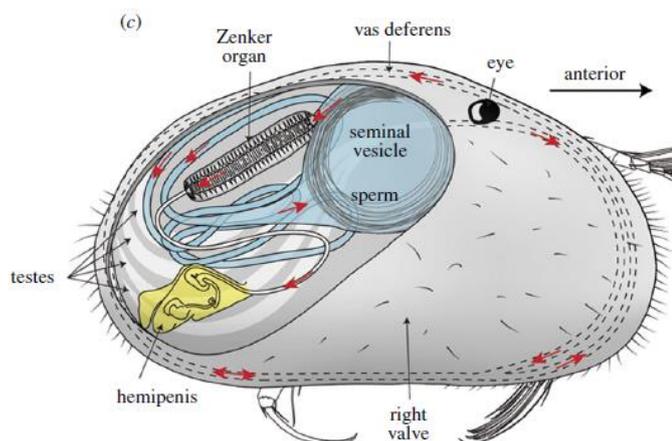


Рисунок 4. Схематическое изображение самца ципридной остракоды. Красными стрелками отмечен хвост сперматозоида (из Matzke-Karasz et al., 2014).

У морских миодоконид *Vargula hilgendorfi* (Mueller, 1890) конечности самок и самцов также различаются. Фурка у последних крупнее. По видеозаписям удалось установить, что перед спариванием самец активно плавает вокруг самки, отталкиваясь от дна фуркой, как бы «подпрыгивая» (Ozawa, 2013).

Строение зрительных органов тоже может различаться у разных полов. Например, меньший размер глаз, вплоть до полного их отсутствия, или меньший размер и выпуклость глазных бугорков у самок (Bonaduce, Danielopol, 1988; Rivera, Oakley, 2009; Arenz et al., 2018). Вследствие таких различий в морфологии сильно отличается и поведение, что позволяет избежать острой внутривидовой конкуренции (Cohen, Morin, 1990; Speiser et al., 2013).

В планктонных и бентосных пробах иногда наблюдается разное соотношение полов у одних и тех же видов миодоконид: в планктоне преобладают самцы, а в бентосе – оплодотворенные самки. У последних морфология изменяется после спаривания – они теряют плавательные щетинки, вследствие чего ограничиваются только бентосным образом жизни. Возможно, такая адаптация возникла в результате конфликта полов, так как оплодотворенная самка в таком состоянии не может привлекать других самцов (Cohen, Morin, 1990; Speiser et al., 2013).

Считается, что эволюционно стабильное соотношение полов среди взрослых особей у большинства организмов, размножающихся половым путем 1:1 (Fisher, 1930; Shaw, Mohler, 1953; Futuyma, 2005), но это соотношение может меняться в разных группах в масштабах эволюции (его называют «экстраординарным», или «нефишеровским») (Hamilton, 1967). У остракод это соотношение (1:1) не всегда выдерживается (Yamaguchi, 2017) и зависит от сезонных колебаний, а также отличается у морских и пресноводных представителей (у последних существуют партеногенетические виды). Обычно, у морских остракод это соотношение 1:2, где самцов в 2 раза меньше. На ископаемом материале неравное соотношение самцов и самок еще заметнее (Martins, 2019) (см. главу Обсуждение 4.5).

Обычно именно самцы остракод инициируют спаривание (McGregor, Kesling, 1969; Cohen, Morin, 1990; Horne et al., 1998), они чаще активно плавают в толще воды в поисках партнера и с большей вероятностью попадают под пресс пелагических хищников. Поэтому продолжительность жизни у самок и самцов может различаться, что также влияет на соотношение полов. И хотя элиминация активных самцов будет сильнее, такое поведение поддерживается половым отбором, т.к. дает репродуктивное преимущество (Abe, 1983; Kamiya, 1988; Abe, Vannier, 1991; Rivers, Morin 2008; Speiser et al., 2013).

1.3. Половой диморфизм раковин и его типы

Представителей разных полов можно различить не только по строению мягкого тела и поведению, но и по морфологии раковины, что особенно информативно при работе с ископаемым материалом. Строение раковин самок и самцов в разных группах может различаться по размерам, форме, скульптуре, очертанию, строению замка, выраженности (или отсутствию) различных структур.

Отличительной особенностью ракушковых раков является наличие разных типов полового диморфизма, который был особенно разнообразен у представителей палеозойских групп и чаще всего не имеет аналогов у современных представителей. В работах последних десятилетий в англоязычной литературе типы полового диморфизма не рассматриваются подробно (например, Armstrong,

Brasier, 2013; Ozawa, 2013 и т.д.), но эти морфологические различия очень важны для систематики. Разными авторами предлагаются разные классификации типов/надтипов полового диморфизма, но не вызывают сомнений два самых основных: экстрадомицилярный (который еще называют «наружным») и домицилярный (или «внутренний») (Иванова, 1979; Практическое руководство..., 1990).

Экстрадомицилярный надтип известен только у палеозойских остракод и связан с образованием разных структур (ребер или открытых полостей), чаще всего на брюшной стороне, которые находятся снаружи раковины и не связаны непосредственно с мягким телом рачка (Сарв, 1966; Иванова, 1979; Ozawa, 2013). Морфология раковин палеозойских остракод сильно отличается в разных группах, поэтому в пределах экстрадомицилярного надтипа выделяли разные типы (Scott et al., 1961; Сарв, 1966; Иванова, 1979; Armstrong, Brasier, 2013). Например, в работе Ивановой (1979) выделяются три типа:

а) Долональный диморфизм – наличие ребра у обоих полов (преимущественно на переднебрюшном или брюшном крае створки, реже на заднем крае), которое у самок может быть выпуклым или выглядеть как вздутие, такая структура называется долон (Рисунок 5 а–б).

б) Антральный диморфизм – проявляется только на раковинах самок, у которых развивается полость с вогнутым дном (антрум) и двумя ребрами по бокам. Иногда формируются две параллельные полости, состоящие из трех ребер (Рисунок 5 в–е).

в) Маргинальный диморфизм – проявляется только на створках самок, у которых брюшная поверхность створки расширяется, где находятся три низких продольных ребрышка одинаковой величины (Рисунок 5 ж–к).

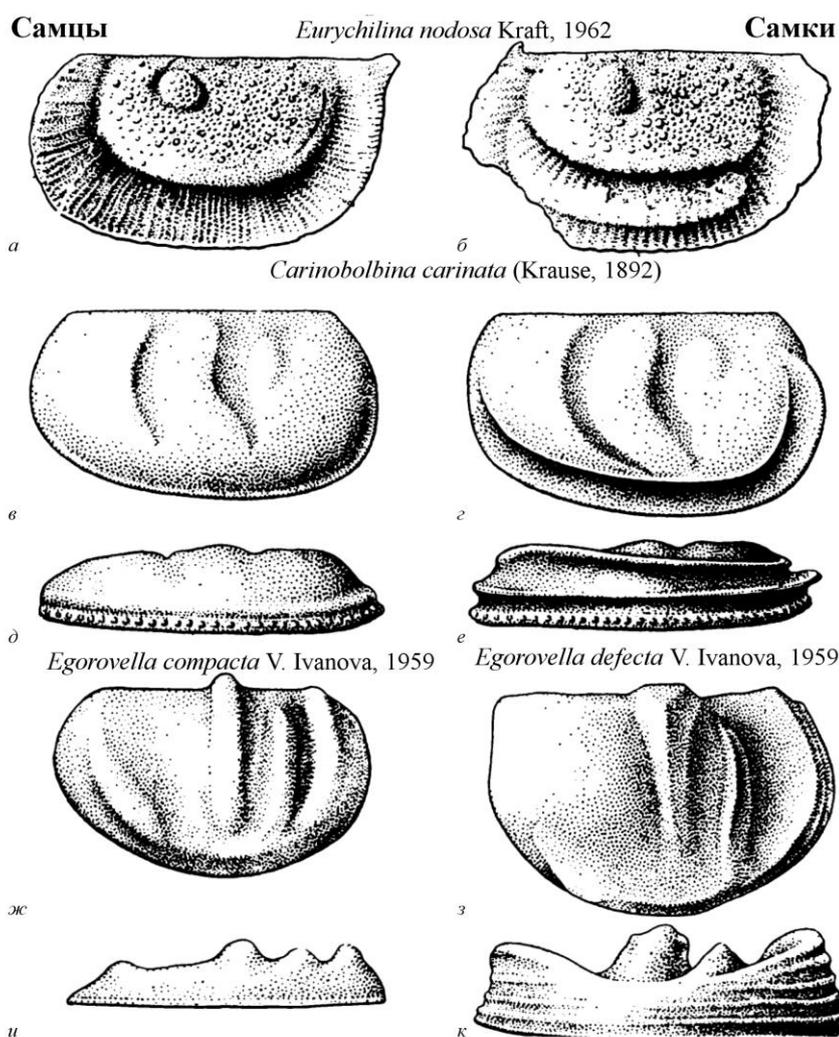


Рисунок 5. Экстрадомицилярный надтип полового диморфизма, все раковины изображены снаружи: долональный диморфизм, LV, вид сбоку (а–б); антральный диморфизм, RV (в–е), в, г – вид сбоку, д, е – вид с брюшной стороны; маргинальный диморфизм, LV (ж–к), ж, з – вид сбоку, и, к – вид с брюшной стороны (по Ивановой, 1979).

При долональном диморфизме, так как выпуклости на створках самок находились не в полости раковины, то, предположительно, яйца после оплодотворения перемещались с помощью конечностей из задней части раковинки в переднебрюшную, потом выталкивались в выводковую камеру и прикреплялись к ее стенкам с помощью липкого секрета. И хотя многие ракообразные, как вымершие, так и современные, тоже носят яйца после оплодотворения в

специальных выводковых камерах, современных аналогов такого репродуктивного поведения палеозойских остракод нет (Иванова, 1979).

Второй надтип полового диморфизма – домицилярный – встречается на протяжении всего фанерозоя. При домицилярном диморфизме отличия раковин самок и самцов связаны с морфометрическими параметрами и/или выражаются в формировании выпуклости и вздутия на створках самок для вынашивания потомства непосредственно в полости раковины (Moore et al., 1961; Henningsmoen, 1965; Иванова, 1971, 1979; Jaanusson, 1985; Pokorný, 1998; Armstrong, Brasier, 2013). Также могут отличаться очертания, размеры, высота и/или ширина заднего конца раковин самок и самцов. У некоторых видов с таким типом диморфизма раковины разных полов могут дополнительно различаться по скульптуре и/или замку (Андреев, 1966; Сарв, 1966; Шорников, 1966, 2016; Schornikov, Tsareva, 2002; Ozawa, 2013). Внутри этого надтипа можно выделить еще четыре типа (Иванова, 1979):

а) Апархитидный диморфизм с наличием вздутия или расширение задней части раковины самок (Рисунок 6 а–г).

б) Бейрехидный диморфизм (или круминальный по Сарв, 1960) – развитие выпуклости (крумины) в переднебрюшной части раковин самок (Рисунок 6 д–е).

в) Клоденеллидный диморфизм – развитие полости в задней части раковины самок (Рисунок 6 ж–к).

г) Контурный диморфизм (или размерно-пропорциональный) – различие в очертаниях и величинах соотношений раковин самок и самцов (Рисунок 6 л–м).

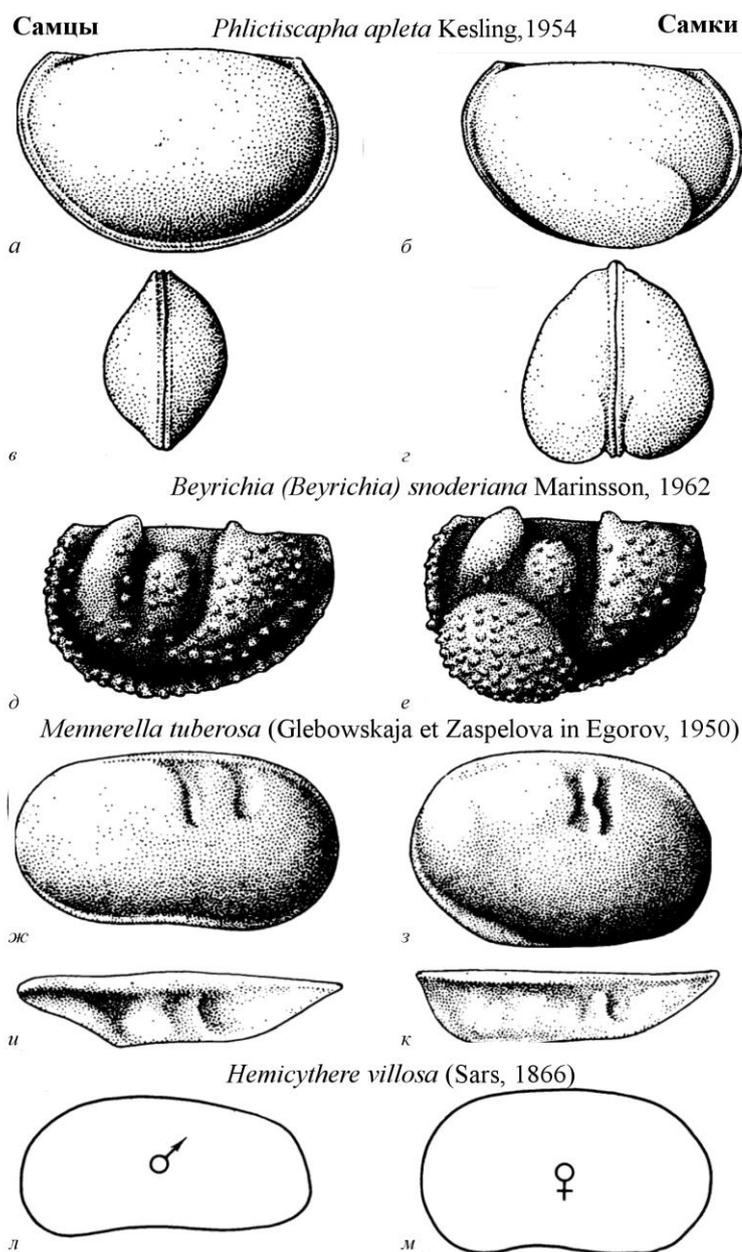


Рисунок 6. Домицилярный диморфизм: апархитидный диморфизм, LV (а–г), а, б – вид сбоку, в, г – вид с заднего конца; бейрихиидный диморфизм, LV, вид сбоку (д, е); клоденеллидный диморфизм, RV (ж–к), ж, з – вид сбоку, и, к – вид с брюшного края; контурный диморфизм, LV, вид сбоку (л, м) (по Ивановой, 1979).

Интересно, у представителей семейства Beyrichiidae Jones, 1855 (Palaeosorida Henningsmoen, 1953), известных с силура (Практическое руководство..., 1990), в передней половине раковин взрослых самок образуются крупные полости, которые интерпретируются как выводковые камеры. Однако есть и альтернативное (или

дополняющее) объяснение, связанное с тем, что некоторые остракоды, возможно, использовали эти камеры для поддержания плавучести (Ozawa, 2013).

В ордовикских (450 млн лет) отложениях штата Нью-Йорк (США) найдены раковины остракод, в увеличенной заднебрюшной части которых находились яйца и ювенильные особи самых ранних стадий того же вида, это вздутие интерпретируется как выводковая камера (Siveter et al., 2014). Подобная находка раковины самки с ювенильной особью внутри выводковой камеры, известна и с территории Сибири (средний ордовик) (Иванова, 1971).

Выводковые камеры у самок возникали независимо в разных группах остракод, начиная с ордовика. Такое поведение свидетельствует о репродуктивной К-стратегии – возникновении заботы о потомстве, самка защищает яйца от хищников и изменений условий окружающей среды (Ozawa, 2013; Siveter et al., 2014).

При домицилярном диморфизме раковины самцов могут иметь более крупную и вытянутую форму из-за крупных гемипенисов, зенкерова органа и огромных сперматозоидов, но иногда встречается и обратное соотношение в размерах раковин самок и самцов (Howe et al., 1961; Karanovic, 2012; Martins et al., 2017). Например, у мезо-кайнозойских подокопид (в т.ч. современных) в большинстве случаев раковины самцов узкие и более длинные, а у самок задний конец раковины обычно более высокий и широкий. Но у пресноводного вида *Cypridea subvaldensis* Hanai, 1951 из мела Китая раковины самцов мельче и уже, чем у самок (Ozawa, 2013).

У кайнозойских (в т.ч. современных) подокопид, у представителей родов *Finmarchinella* Swain, 1963, *Loxococoncha*, *Semicytherura* Wagner, 1957 и *Vestalenula* Rossetti et Martens, 1998 раковины самок и самцов различаются по форме. В большинстве случаев раковины самцов более узкие и длинные. У самок обычно задняя часть раковины более массивная (Ozawa, 2013).

У представителей юрского рода *Mandelstamia* Lyubimova, 1955 раковины самцов отличаются не только большей длиной, но и более высоким и широким

задним концом (Malz, 1958; Neale, Kilenyi, 1961; Wilkinson et al., 1998 и др.), в то время, как у рода *Palaeocytheridea* Mandelstam, 1947 раковины самцов длиннее раковин самок, но с более низким задним концом (Тесакова, 2013; Tesakova, 2013a). Также у разных полов может отличаться скульптура раковины. Например, у современных солоноватоводных подокопид *Callistocythere pumila* Hanai, 1957, известных из устьев рек бассейна Японского моря, скульптура раковин самок, состоящая из ямок, выражена гораздо ярче. У самцов она развита слабее (Рисунок 7). Из-за этих различий особи разного пола изначально были даже описаны как разные виды (Okubo, 1979). Но при более подробном изучении строения мягкого тела эта неточность была устранена (Ozawa, 2013; Шорников, 2017).

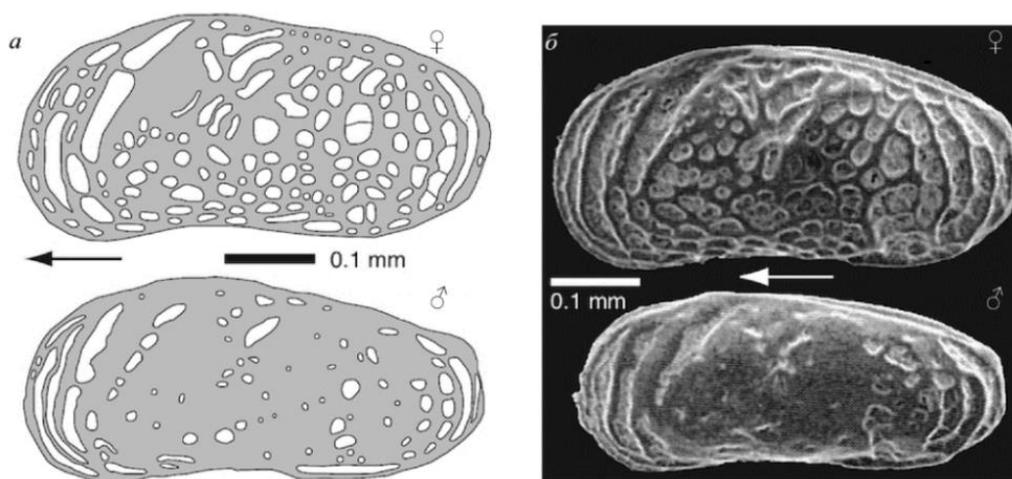


Рисунок 7. Современные солоноватоводные *Callistocythere pumila*, вид снаружи, LV, стрелками отмечен ПК раковины. а – схематическое изображение скульптуры; б – СЭМ-фото (Ozawa, 2013).

Аналогичные наблюдения variability скульптуры раковин разных полов у современных и ископаемых представителей рода *Leptocythere* Sars, 1925 выявили ряд форм, например: *L. (L.) symbula* (Livental, 1929), *L. propinqua* (Livental, 1929), *L. accurata* Schneider, 1959, *L. aediculata* Stepanaitys, 1962 с совершенно идентичным строением конечностей, т.е. относящиеся к одному виду *L. (L.) symbula*, но первоначально описанные, как разные виды из-за различия скульптуры

самок и самцов и высокой вариабельности скульптуры именно у самок. Полиморфизм остракод, ограниченный полом, как правило, сильнее выражен у самок (Шорников, 1966; 2017). Но изредка, например, у представителей рода *Gomphocythere* Sars, 1924 из нижнего мела Западной Европы, наоборот, изменчивость скульптуры проявляется сильнее у самцов (Wischer, 1957).

1.4. Размножение и онтогенез

Чаще всего, остракоды откладывают яйца прямо в воду, но могут и прикреплять их к любым подходящим поверхностям – растениям, на различные раковины и другие объекты, лежащие на дне или прямо в песок (Smith et al., 2015). У некоторых остракод выражена забота о потомстве – самка вынашивает яйца в выводковой камере (Horne et al., 2002). Раковины с выводковыми камерами встречаются и в ископаемом виде, более того – известны ископаемые остракоды из ордовика, в выводковых камерах которых даже сохранились яйца (Siveter et al., 2014).

Из яиц вылупляются ювенильные особи с шестью конечностями и уже с тонкой двустворчатой раковинкой. Планктонная личинка у бентосных остракод отсутствует. Затем наступает период постепенного развития и роста, в течение которого молодь остракод проходит несколько стадий развития (линек), обычно от 4-5 до 8-9, во время которых происходит последовательное развитие всех органов и частей тела животного, увеличивается количество конечностей. Репродуктивные органы появляются после последней линьки (Шорников, Михайлова, 1990).

Раковины разных возрастных стадий сохраняются в ископаемом состоянии и хорошо различаются по соотношению длины к высоте (у неполовозрелых особей она более треугольной формы). Порово-канальная зона и замок у молодежи развиты слабее (Маслакова и др., 1995; Horne et al., 2002).

Возрастные и половые различия, отражающиеся на раковинах (а также сезонный диморфизм) могут усложнять изучение ископаемых остракод. Представители видов, обладающие сильно выраженным половым диморфизмом,

иногда даже описывались как разные виды, например, Любимова, 1955, с. 63, табл. 6, фиг. 9; с. 65, табл. 7, фиг. 2; Занина, Поленова, 1960, Рис. 683 и 684; Cohen, 1989; Knell et al., 2013).

1.5. Изучение эволюции полового диморфизма остракод

Один из последних обзоров литературы по изучению полового диморфизма остракод был сделан в 2013 году японским исследователем Хироказу Озава (Ozawa, 2013), где широко освещались исследования по изучению эволюции полового диморфизма остракод (см. ниже), но не были включены многие результаты наших соотечественников и данные, полученные за последние семь лет. Автором опубликован дополненный и расширенный обзор, где остракоды рассматриваются как модельный объект для изучения эволюции полового диморфизма, а также собственные результаты, полученные при изучении остракод рода *Lophocythere* (Шурупова, Тесакова, 2020) (см. ниже).

Самые древние копулятивные органы, найденные в ископаемом состоянии, принадлежат остракодам из лагерштетта, образовавшегося в морских силурийских отложениях (430 млн лет) Англии (Херефордшир). У миодоконид *Colymbosathon eclecticus* Siveter, Briggs & Siveter, 2003 половые органы занимают значительную часть раковины и отличаются крупным размером, что подчеркивается в названии (Siveter et al., 2003a).

Половой диморфизм раковин остракод зависит от половой активности (плавательной активности, положения раковин самок и самцов при спаривании, строения копулятивных органов) и/или вынашивания яиц (Cohen, Morin, 1990; Abe, Vanier, 1991). Направление и давление отбора может быть разным у самок и самцов (Badyaev, Martin, 2000).

Различия в морфологии раковин самок и самцов обычно проявляются у взрослых экземпляров, реже половые отличия возникают на поздних ювенильных стадиях (Horne et al., 2002; Ozawa, 2013). Этому явлению Уотли и Стивенс дали

название «преждевременный половой диморфизм» (precocious sexual dimorphism) (Whatley, Stephens, 1977).

Темпы эволюции самок и самцов не всегда одинаковы. Гетерохронные сдвиги могут наблюдаться чаще у одного пола, а именно – у самцов (Darwin, 1871; Геодакян, 1965, 1974; McNamara, 2012).

Японскими исследователями были выявлены гетерохронии в разных семействах позднекайнозойских остракод (Ozawa, 2013), затрагивающие строение замка раковин самцов. Данное явление оказалось гораздо древнее и проявляется уже с середины мезозоя (со средней юры) (Shurupova, Tesakova, 2019) (см. главу Обсуждение 4.5).

Ювенильные признаки в морфологии раковины у самцов обнаружены у пресноводных дарвинулид *Vestalenula cornelia* Smith et al., 2006. На брюшном крае в передней половине раковины у самцов вместо монолитного выступа наблюдается зубчатая структура, как на предыдущей возрастной стадии, у самок же есть килевидное углубление на левой (и комплементарный выступ на правой) створке. То есть, у самцов сохраняется ювенильный признак (Ozawa, 2013).

Остракоды рода *Loxiconcha* Sars, 1866 (семейство Loxoconchidae Sars, 1925; вымершие и современные) многочисленны и широко распространены на морском мелководье от тропиков до субарктики, в том числе в акватории Японии. У плейстоценовых *Loxiconcha kamiyai* Ozawa et Ishii, 2008 также выявлен половой диморфизм, возникший из-за гетерохронии. Первый зуб в замке раковины в передней половине правой створки у взрослого самца меньше и округлее, чем у взрослой самки. По своему строению он схож с замком предыдущей возрастной стадии. У взрослой самки зуб в этой части замка крупнее и более прямоугольной формы (Рисунок 8).

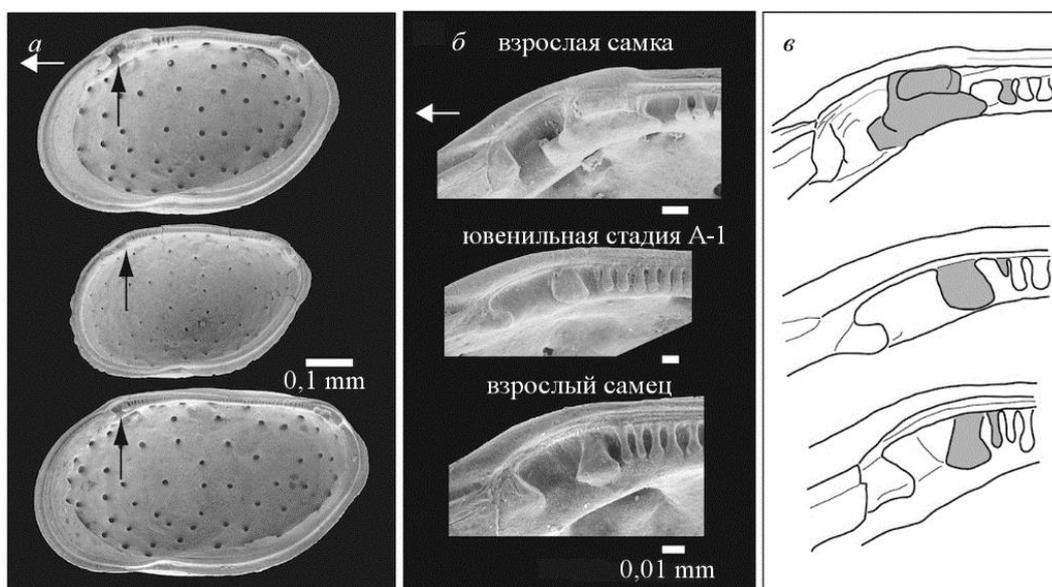


Рисунок 8. Сравнение раковин самок и самцов *Loxosconcha kamiyai* из четвертичных отложений центральной Японии, вид изнутри. Верхний ряд – взрослая самка, средний – ювенильная стадия, нижний – самец. а – СЭМ-фото, черной стрелкой отмечен изменчивый элемент замка, белой стрелкой – ПК; б – СЭМ-фото переднего зуба замка раковины; в – схематическое изображение переднего зуба замка раковины (по Ozawa, 2013).

Такой же половой диморфизм в строении замка раковины выявлен у близкородственного вида *Loxosconcha mitsuense* (Ishizaki, 1971). Эти различия возникли вследствие гетерохронии, которая сформировалась за счет пedomорфоза.

У представителей рода *Loxosconcha* замок по своему строению один из самых сложных среди подокопид. Его упрощение у некоторых самцов локсоконхид можно считать проявлением атавистических черт, которые возникли в результате сохранения у взрослых особей ювенильных признаков (Ozawa, 2013).

Подобные отличия замков раковины у самок и самцов обнаружены в разных семействах: Cytheridae, Leptocytheridae Hanai, 1957, Hemicytheridae Puri, 1953, Cytheruridae Müller, 1894, Loxosconchidae, причем в широких временных рамках – от миоцена до современности (Tsukagoshi, 1994; 2007; Tsukagoshi, Kamiya, 1996; Ozawa, 2013).

Признаки, возникшие при половом отборе как результат «спермовых войн» у самцов и ответ на них у самок, могут действовать в противоход естественному отбору и снижать адаптивность других признаков (Abe, Vanier, 1991; Ozawa, 2013). Это было показано на цитероидных остракодах из позднемиоценовых (86-66 млн лет назад) отложений США (Martins et al., 2018). Ископаемая летопись остракод в этих разрезах представлена очень детально. Анализировалось распространение видового состава (93 вида) по изученным разрезам, где уровень исчезновения вида в конкретном разрезе условно принимался за его вымирание. У видов с наиболее ярко выраженным половым диморфизмом средние темпы вымирания оказались выше в 10 раз, чем у видов со слабо выраженным половым диморфизмом. Скорость вымирания растет, если половой диморфизм затрагивает размеры раковины и самцы крупнее самок. Если самцы мельче, то темпы вымирания, напротив, немного снижаются. Крупная раковина свидетельствует о том, что самцы вкладывают много ресурсов в производство половых клеток. Они выигрывают в краткосрочной перспективе размножения индивидуумов, но не в долгосрочной перспективе существования видов. В этом случае самцы сталкиваются с проблемой распределения ресурсов: репродуктивный успех или выживание. Предполагается, что на темпы вымирания влияет и история вида: если виды произошли от короткоживущих предков – они вымирают быстрее, и наоборот. Это подтверждено и на других организмах в палеонтологической летописи, разные таксоны имеют свои скорости вымирания и видообразования (Марков, Наймарк, 1994; Martins et al., 2018). Именно на древних остракодах, переживших мел-палеогеновое массовое вымирание, показано, что половой отбор играл важную роль в выживаемости видов: вымерли в первую очередь виды либо с очень слабо, либо, напротив, с исключительно сильно выраженным половым диморфизмом. Предполагается, что сложные внешние условия (резкие перепады температур и др.) не способствовали ни сложному половому поведению, ни слабому инвестированию ресурсов в потомство (Martins et al., 2020).

1.6. Микроэволюционная палеонтология

Термин «микроэволюция» в его современном понимании предложил ученик Ф.Г. Добржанского – Ю.А. Филипченко (Philipschenko, 1927). Под микроэволюцией понимается совокупность процессов, протекающих в популяциях одного вида, непрерывно и постепенно, под действием естественного отбора, мутаций, миграций, генетического дрейфа, что может привести к видообразованию (Северцов, 2005; Futuyma, 2005).

Как правило, изучая микроэволюционные явления в современных популяциях, исследователи видят только отдельно взятый момент (моментальный снимок) исторического развития вида. Эволюционные изменения носят длительный характер (в сравнении с человеческой жизнью), что затрудняет изучение закономерностей на живых объектах.

Палеонтология позволяет взглянуть на микроэволюционные процессы в масштабах длительных временных интервалов, от десятков тысяч до миллионов лет. Конечно, и здесь есть ряд ограничений: отсутствие молекулярных данных, сложность оценки структуры популяции (как правило, скопление экземпляров одного вида в образце нельзя интерпретировать как единую популяцию), проблемы понятия палеонтологического вида (чаще всего доступен только анализ морфологии скелета), описание видов по единичным находкам, перерывы в осадконакоплении. Но палеонтологический материал позволяет получить уникальный доступ к изучению закономерностей, которые невозможно обнаружить на современных объектах (Sepkoski, 2016).

Одной из важнейших работ по микроэволюционной палеонтологии стала обобщающая работа Н. Эддреджа и С. Гулда «Прерывистое равновесие: альтернатива филетическому градуализму» (Eldredge, Gould, 1972). В результате изучения девонских трилобитов и кайнозойских легочных гастропод, и с учетом данных других исследований ископаемого материала, авторы пришли к выводу, что большую часть времени (миллионы лет) популяции одного вида пребывают в

состоянии стазиса (морфологические преобразования малозаметны и обратимы), а значительная часть эволюционных изменений относится к эпизодам аллопатрического видообразования. Такие эпизоды, как правило, охватывали незначительные промежутки времени (сотни тысяч лет) и были связаны с малыми популяциями, обособившимися на периферии ареала предкового вида. В этом выводе не было ничего особо вызывающего, поскольку «сотни тысяч лет» – интервал достаточно длительный, если бы авторы не назвали свою идею «теорией» и не противопоставили бы ее теории Дарвина, которую, в свою очередь, определили как «теорию филетического градуализма». Иллюстрируя эволюцию по Дарвину, авторы использовали классический образ ветвистого дерева (заимствованный из Weller, 1969, fig. 637), тогда как «прерывистое равновесие» изображалось в виде серии отдельных вертикальных линий (интервалы существования видов), соединенных резкими пунктирными переходами. Ч. Дарвин (Darwin, 1859; Дарвин, 1987) действительно считал, что виды преобразуются очень постепенно, но он нигде не определял, какие промежутки времени охватывают такие преобразования, а его собственная иллюстрация этого процесса похожа на «дерево» в меньшей степени, чем на график Н. Элдриджа и С. Гулда. У последних нашлось немало сторонников, особенно среди палеонтологов, но еще больше противников, которые в том числе обратили внимание на слишком вольную трактовку работы Дарвина авторами.

Основная критика была направлена не на саму идею, а на возможность ее обоснования на палеонтологическом материале. Действительно, слой ракушняка мощностью всего сантиметр может содержать раковины особей, принадлежащих популяциям, отдаленным друг от друга от первых тысяч до пары десятков тысяч лет (Kidwell, Holland, 2002; Kidwell, 2013). Однако подобные трудности можно отчасти преодолеть, изучая геологические разрезы бассейнов, где осадконакопление происходило медленно и непрерывно.

Б. Мальмгрен, В. Берггрен и Дж. Ломанн (Malmgren et al., 1983) изучили эволюцию планктонных фораминифер в линии *Globorotalia plesiotumida* – *G.*

tumida за последние 10,5 млн лет из глубоководных отложений экваториальной части Индийского океана. Для определения темпов морфологических изменений раковин этих одноклеточных авторы вычислили колебания скорости осадконакопления в изучаемом разрезе (в данном случае полный керн глубоководной скважины), что позволило выявить падение скорости накопления осадков с 2 до 1 см/10³ лет и наличие хиатуса (перерыва в осадконакоплении), охватившего около 3 млн лет (что соответствует примерно 0,6 м мощности разреза). Сами окаменелости отбирались из керна с периодичностью от 0,1 до 2,0 м в зависимости от концентрации раковин, связанной со скоростью осадконакопления. Однако наиболее существенные изменения формы раковин не были приурочены к пробелу в осадконакоплении, а случились на 1 млн лет позднее и охватили интервал примерно 500 000 лет. Наоборот, 5 млн лет, предшествующие этому интервалу (время существования *G. plesiotumida*), и примерно столько же после него (*G. tumida*) заметных морфологических изменений у фораминифер не происходило. Авторы пришли к выводу, что их материал не позволяет говорить ни о филетическом градуализме, ни о прерывистом равновесии в полном смысле этих моделей, согласно Элдриджу и Гулду. Они назвали тип эволюционных преобразований, наблюдаемых ими, «прерывистым градуализмом», поскольку даже в интервале наиболее динамичных изменений, если рассматривать его отдельно, эти изменения протекали достаточно постепенно, не привели к разделению популяции на разные виды, т.е. филетическая эволюция без кладогенеза.

Эта работа стала классикой микроэволюционной палеонтологии, а выводы авторов не раз подвергались переосмыслению. Так, использование других статистических подходов, как к оценке фенотипических изменений раковин, так и к определению полноты разреза и темпов осадконакопления приводило к весьма разным выводам: от большей разницы темпов эволюционных преобразований между древними и молодыми популяциями (Charlesworth, 1984) до малозначимых обратимых изменений, шедших в сходном темпе (Bookstein, 1987). Н. МакЛауд

(McLeod, 1991) пересчитал скорости осадконакопления, используя данные по другим разрезам, и выявил более сложную динамику осадконакопления: за интервалом, когда осадки накапливались со скоростью $1,88 \text{ см} / 10^3 \text{ лет}$ следовало ускорение осадконакопления до $3,97 \text{ см} / 10^3 \text{ лет}$ и вновь падение скорости до $1,36 \text{ см} / 10^3 \text{ лет}$. Иначе говоря, наблюдаются два интервала уплотненных осадков (когда кажущиеся темпы эволюции выше), разделенных дробным промежутком (когда кажущиеся эволюционные преобразования медленнее). С учетом этих данных, как оказалось, однозначно сказать менялись ли темпы фенотипических изменений раковины этих фораминифер, невозможно, но очевидно, что интерпретировать эволюционные изменения этого вида, как прерывистый градуализм, нельзя.

Последующее морфометрическое изучение популяций в линии *Globorotalia plesiotumida* – *G. tumida* из глубоководных отложений Тихого океана еще больше усложнило картину, поскольку к этим двум видам с левозавитой раковиной добавился третий, криптический, вид с правозавитой раковиной, занимающий промежуточное во времени положение (Hull, Norris, 2009). Получилось, что в этой линии было два ускоренных периода кладогенеза, причем последний из них занял менее 45 000 лет. Однако продолжавшееся сосуществование видов *Globorotalia plesiotumida* и *G. tumida* предполагает симпатрический, но не аллопатрический механизм видообразования (Hull, Norris, 2009).

Изучение другой миоцен-голоценовой линии видов рода *Globorotalia* (*G. menardii* – *G. limbata* – *G. multicamerata*) из тропической части Атлантического океана показало, что внутривидовые морфогенетические тенденции усложнялись миграциями в изучаемый район других популяций тех же видов, что было обусловлено изменением картины океанических течений и палеотемператур водной массы (Knappertsbusch, 2016). Не все заметные фенотипические изменения происходили за счет филетической эволюции в пределах обособленной популяции, а генетический дрейф, связанный с иммиграцией аллопатрических популяций, мог ускорить темпы эволюции.

Эти и другие работы показали возможность детального изучения фенотипической эволюции популяций на палеонтологическом материале, разнообразие микроэволюционных процессов, в том числе среди бентосных и нектонных животных, например, меловых двустворчатых моллюсков (Crampton, Gale, 2005), кембрийских трилобитов (Hopkins, Webster, 2009), плиоценовых кораллов (Budd, 2010), мезозойских аммонитов (Yacobucci, 2016). Однако анализ этих и других работ показывает, что неполнота геологической летописи, отмеченная еще Дарвином, в большей степени влияет на интерпретацию микроэволюционных изменений применительно к крупным организмам, в отличие от мелких. Кроме того, мелководные ориктоценозы сложнее оценивать, как исходные популяции, в силу большей подверженности переотложению и конденсации, в сравнении с глубоководными комплексами.

Микрофауна (в частности остракоды), имеет ряд преимуществ в эволюционных исследованиях, которые уже были отмечены выше. Ряд микроэволюционных закономерностей были изучены на остракодах. Ниже приведены некоторые примеры влияния на видообразование остракод как внешних факторов среды, так генетических и стохастических процессов.

Позднекайнозойские (плиоцен-современность) морские остракоды рода *Puriana* Coryell et Fields, 1953 из Тихого и Атлантического океанов, Мексиканского залива и Карибского моря с хорошо известной ископаемой летописью, которая охватывает около 5 млн лет (что удалось рассчитать по циклам Миланковича), позволили изучить влияние климата и палеогеографии (формирование Панамского перешейка) на кладогенез. Если у представителей этого рода в течение длительного времени ($\approx 3,5$ млн лет) морфология не менялась под давлением стабилизирующего отбора, то похолодание и обмеление бассейнов ускорили процесс видообразования, и в промежутке $\approx 0,3 - 0,5$ млн лет появилось шесть новых видов. Это подтверждает концепцию прерывистого равновесия, описанную Элдриджем и Гулдом (Eldredge, Gould, 1972; Cronin, 1985).

Но образование Панамского перешейка, запустившего процессы аллопатрического видообразования у *Puriana*, повлияло на эволюцию *Hermanites transoceanica* Teeter, 1975 из Тихого океана и бассейна Карибского моря совершенно иначе. В небольших изолированных популяциях этого вида, несмотря на географическую изоляцию, морфология оставалась стабильной с миоцена по голоцен. Подобная картина наблюдалась и у представителей других родов остракод: *Cativella* Coryell et Fields, 1937, *Occultocythereis* Howe, 1951, *Loxococoncha*, *Hermanites* Puri, 1955, *Puriana* и *Orionina* Puri, 1954, которые находились по разные стороны перешейка в течение 3 млн лет. И несмотря на столь длительную изоляцию и прекращение потока генов между карибскими и панамскими популяциями, изменения в их морфологии были практически незаметны или вовсе отсутствовали. То есть снова фиксируется длительный эволюционный стазис (Cronin, 1988).

У морских меловых остракод вида *Oertiella ? tarfayaensis* Reyment, 1978 (Марокко) в течение всего туронского века (93,9–89,8 млн лет назад) также фиксировался морфологический стазис, выраженный в неизменности сетчатой скульптуры у всех представителей. Но в конце турона начали появляться морфы с гладкой поверхностью створок (которые могли относиться к другому виду-потомку *O. ? chouberti*). Этому явлению Реймент нашел несколько возможных объяснений. 1) Появление аберрантных форм могло означать, что на ранних стадиях эволюции данной группы остракод видообразование происходило за счет новых мутаций, которые привели к изменению морфологии и закрепились в малой популяции благодаря генетическому дрейфу: гладкие морфы могли быть периферическими изолятами, внутри популяции которых накопились мутации. 2) Сглаженная раковина могла оказаться результатом экологического полиморфизма: в интервале разреза, откуда описываются остракоды с гладкой скульптурой, отмечается высокое содержание кремнезема, избыток которого мог негативно сказаться на формировании известковой раковины (Reyment, 1982b).

Из отложений этого же палеобассейна, но из более продолжительного промежутка времени – сеноман-коньяк (93,9–86,3 млн лет назад, позднемеловой

период) анализировалась морфология раковин представителей клады, состоящей из двух видов *Veenia rotunda* Reyment 1979 и *V. rahhalii* Reyment 1978. Предковый таксон *V. rotunda* характеризовался сетчатой скульптурой большинства изученных раковин и редкими представителями с более гладкой скульптурой (экологический полиморфизм). Считаемый потомком вид *V. rahhalii* отличался очертанием ячеек сети, их иным расположением на раковине и присутствием участков без орнаментации. Возможно, толчком в историческом развитии этой клады, также послужило снижение уровня моря и, соответственно, появление относительно изолированных морских бассейнов, из-за чего между экологическими морфами возник репродуктивный барьер. За счет генетического дрейфа, этот признак закрепился и привел к возникновению новой адаптивной нормы. Переход от предкового вида к новому занял примерно 200 000 лет (Reyment, 1982a).

Дальнейшие исследования Р. Реймента неоднократно подтверждали выводы о важном влиянии полиморфизма, который обусловлен именно генетическими факторами, а не экологическими, на процессы видообразования. Эти изменения происходят быстро, почти скачкообразно, после продолжительного стазиса (прерывистый градуализм), что было описано у представителей разных семейств остракод, как современных, так и вымерших: *Echinocythereis* Puri, 1954; *Brachycythere* Alexander, 1933; *Buntonia* Howe, 1935; *Oertliella* Pokorny, 1964; *Veenia (Nigeria)* Butler et Jones, 1957; *Cytherella* Jones, 1849; *Limburgina* Deroo, 1966; *Anticythereis* Edwards, 1944; *Leguminocythereis* Howe in Howe et Law, 1936; *Protobuntonia* Grekoff, 1954 и *Aurila* Pokorny, 1955 (Reyment, 1985, 1988).

У современных и голоценовых *Loxoconcha uranouchiensis* Ishizaki, 1968 из Сагамского залива (Япония) описаны две очень похожие морфы (которые следует относить к разным видам), отличающиеся по размеру и скульптуре раковины. Это не связано с экологическим полиморфизмом: обе эти формы встречаются в схожих условиях. Признак обусловлен генетическими различиями. Более древние представители этого вида по размерам относятся к крупной морфе, мелкая же появляется намного позже. Изучение онтогенезов позволило описать процесс

видообразования в результате гетерохронии – мелкие формы возникли в результате пedomорфоза, их морфология напоминает предыдущую возрастную стадию у предковых *L. uranouchiensis*. Более того, они репродуктивно изолированы друг от друга. В экспериментах с живыми *L. uranouchiensis* спаривание происходило, если партнеры были из одного размерного ряда. Поскольку остракоды обладают сложными совокупительными органами, подобные гетерохронии, когда изменяется размер раковины, неизбежно ведут и к изменению морфологии мягкого тела и способствуют возникновению репродуктивной изоляции (Kamiya, 1992).

Еще один пример, когда видообразование происходит за счет гетерохроний, описан в работе по остракодам рода *Mojczella* Olempska 1988 из ордовикского периода Польши. Изучение онтогенеза позволило выделить три последовательно появившихся в результате гетерохроний и, возможно, произошедших друг от друга вида – *M. polonica*, *M. jaanussoni* и *M. sanctacrucensis* (Olempska, 1989).

Позднемеловые (сантонские) остракоды Израиля *Veenia fawwarensis* Honigstein 1984 и *Oertliella cretaria* (Bold, 1964) напротив, демонстрировали высокую степень экофенотипической изменчивости в периоды изменения химического состава воды (рост содержания магния). Скульптура у них менялась от гладкой к бугристой, в зависимости от внешних условий. Изменение химического состава воды параллельно отразилось и на морфологии фораминифер из этого бассейна (Abe et al., 1988).

Остракод из среднего эоцена (территория современного Египта) рода *Paracosta* Siddiqui 1971, которые ранее относили к трем разным видам: *P. mokattamensis*, *P. humboldti* и *P. ducassae*, следует рассматривать как три разные морфы *P. mokattamensis*, что было выявлено с помощью количественного анализа морфологии раковины. Изменение морфологии было связано с углублением палеобассейна (Elewa, 2005).

Изучение ископаемой летописи позволяет проследить (на протяжении длительного времени) связь между разными популяциями одного вида и влияние

на них географических барьеров. Например, сравнивались остракоды *Vestalenula cylindrica* (Straub, 1952) из разных географических точек: ископаемые (верхнеэоценовая эпоха) из Австрии, Словакии, Португалии и современные с юга Франции. Современные представители больше всего по морфологии похожи на своих родственников из отложений современной Португалии. Микроэволюция внутри этого вида шла по пути удлинения раковины, также в настоящий момент изменчивость морфологии выше, чем у более древних представителей, что может свидетельствовать о ранних стадиях видообразования (Minati et al., 2008).

Небольшой экскурс в историю изучения микроэволюции на палеонтологическом материале здесь понадобился, чтобы показать необходимость не только детальных морфометрических исследований изучаемого материала с последующим приложением статистических методов, но и подобных сопряженных исследований ископаемого материала и особенностей осадконакопления (особенно темпов формирования осадков), позволяющих судить о внешних факторах, влиявших на динамику популяций, и собственно о темпах микроэволюционных фенотипических изменений. Особенно важно, что для оценки времени таких преобразований требуется использование дополнительных независимых методик (например, петромагнитный анализ, который позволяет рассчитать по орбитальным циклам время, за которое накопились отложения (подробнее см. главу Материалы и методы 2.4).

В настоящей работе выявлены разные стадии видообразования: филетическая эволюция у представителей родов *Camptocythere* и *Palaeocytheridea*, а у рода *Lophocythere* кладогенез (в раннем келловее), с последующим стазисом (позднокелловейские *Lophocythere*). И связь этих стадий у разных клад с внешними (экологическими и географическими).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Материалы исследования

Изученные раковины остракод происходят из среднеюрских отложений (байосский, келловейский и нижнеоксфордский ярусы) (Рисунок 9) центральной части Русской плиты. Весь материал – пробы глин и алевролитов, отмытые порошки и отобранные коллекции остракод – был любезно предоставлен Е.М. Тесаковой (МГУ им. М. В. Ломоносова).

Система (период)	Отдел (эпоха)	Ярус (век)	млн лет назад ~145
ЮРСКАЯ (ЮРСКИЙ)	Верхний (поздняя) J ₃	Титонский	152,1±0,9
		Кимериджский	157,3±1,0
		Оксфордский	163,5±1,0
	Средний (средняя) J ₂	Келловейский	166,1±1,2
		Батский	168,3±1,3
		Байосский	170,3±1,4
		Ааленский	174,1±1,0
	Нижний (нижняя) J ₁	Тоарский	182,7±0,7
		Плинсбахийский	190,8±1,0
		Синемюрский	199,3±0,3
Геттангский		201,3±0,2	

Рисунок 9. Геохронологическое деление юрского периода, согласно Общей стратиграфической шкале (по состоянию на 2019 г.) (по ICC2019).

Изученные разрезы (Рисунок 10) представляют собой чередование тонко-параллельно слоистых глин и алевролитов.

Разрез Михайловцемент – один из опорных для келловейских и нижнеоксфордских морских отложений Московской синеклизы. Он представляет собой стенку действующего карьера завода ОАО «Михайловцемент» близ г. Михайлова в Рязанской области, содержит богатые комплексы аммонитов и микрофауны. Определение относительного возраста данных слоев по аммонитам и описание разреза выполнены М.А. Роговым (ГИН РАН). Им же отобраны 30

образцов на микрофауну в 2005 году и 120 проб в 2017 году. Результаты изучения остракод, отобранных в 2005 году, опубликованы в Тесакова и др., 2017; Tesakova, Shurupova, 2018; Shurupova, Tesakova, 2019; Степанов и др., 2019. По сборам 2017 года данные готовятся к публикации.

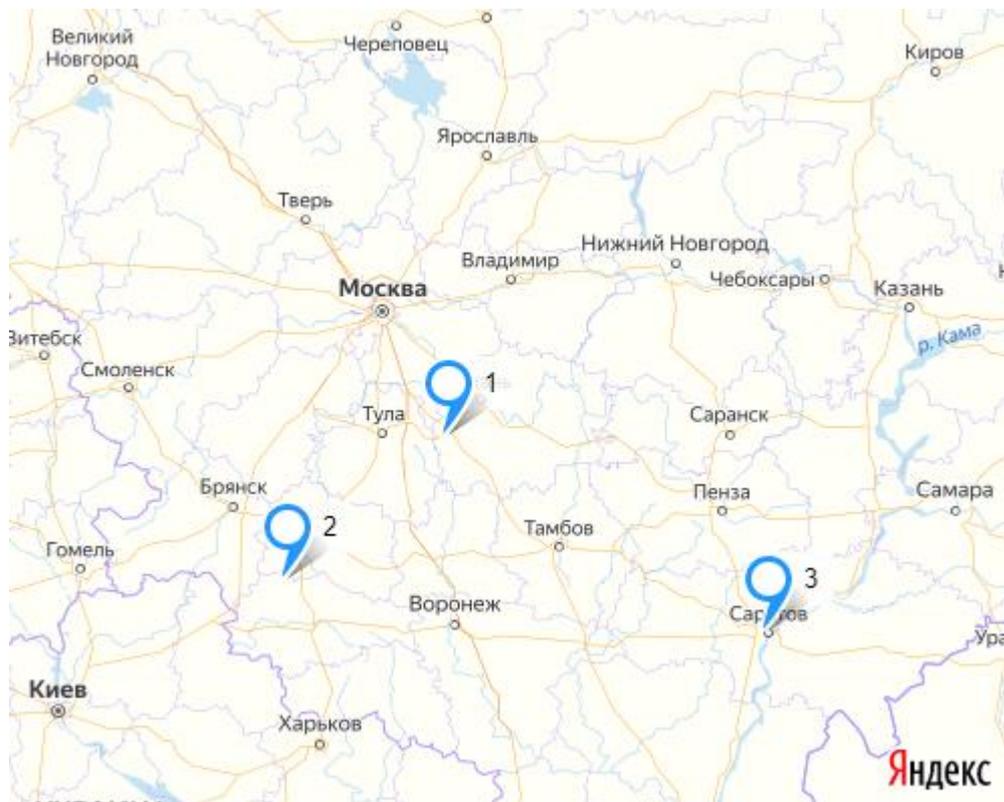


Рисунок 10. Карта-схема расположения изученных разрезов. 1 – Михайловцемент, Рязанская область; 2 – Михайловский рудник, Курская область; 3 – Сокурская скважина, Саратовская область.

Материал из нижнего келловоя – уже отмытые ранее порошки и коллекции остракод – происходит из разреза Михайловский рудник в 3 км от г. Железногорска (Курская область). Пробы отобраны Д.Б. Гуляевым (Ярославль) в 2008 г. (12 обр.) и А.В. Гужовым (ПИН РАН) в 2009 г. (80 обр.). Данные по остракодам из этого разреза частично опубликованы в Тесакова и др., 2009, Tesakova, 2013b.

Отложения верхнего байоса–нижнего бата изучались из разреза, вскрытого скважиной в карьере Сокурский на окраине г. Саратов. Всего было изучено 135 образцов. Результаты изучения остракод из разреза Сокурский легли в основу

магистерской диссертации (Шурупова, 2015) и впоследствии были опубликованы (Шурупова и др., 2016; Shurupova, Tesakova, 2017).

В качестве материала для написания настоящей работы выбраны остракоды родов *Camptocythere*, *Lophocythere* и *Palaeocytheridea*. Их представители были широко распространены и обильны в среднеюрской эпохе Западной и Восточной Европы, стратиграфически значимы (по ним выделялись слои и зоны, некоторые из которых прослеживались по всей Европе) и имели ярко выраженную скульптуру раковины, облегчающую систематические исследования.

В общей сложности, помимо литературных данных, изучен оригинальный материал из 3 разрезов (в целом из 377 образцов). Общая численность изученных створок остракод исчисляется десятками тысяч (23001 экз.), количество экземпляров Progonocytheracea, на которых изучались микроэволюционные закономерности, в общей сложности составило 5338 экземпляра (Таблица 1).

система	отдел	ярус\подъярус	разрез	число образцов	общее число изученных створок остракод	представители надсемейства Progonocytheracea
ЮРСКАЯ	верхний	нижний оксфорд				
			Михайловцемент	150	20401	4470
	средний	келловей	Михайловский рудник	92	1120	535
			Сокурская скважина	135	1480	333

Таблица 1. Количество разрезов, образцов в них и изученных экземпляров остракод.

2.2. Методы технической обработки и научного изучения материала

Часть проб глин и алевролитов отмыты автором самостоятельно: 93 образца из разреза Сокурской скважины и 90 образцов из разреза Михайловцемент. Каждый

образец представлял собой навеску породы массой около 0,5 кг. Также от каждого микропалеонтологического образца отделялись небольшие куски породы (весом менее 100 г) для петромагнитного анализа.

Предварительно измельченная (до размера щебня) сухая порода была помещена в банки с водой примерно на три-семь дней. После размягчения (в ряде случаев, полного распада в воде) образцы кипятили с добавлением пищевой соды, до получения гомогенной субстанции. После чего ее промывали через сито с ячейей 0,1 мм под струей воды. Отмытый материал был просушен и разделен на фракции с размерностью $>0,35$ мм и 0,1–0,35 мм. Каждая фракция была просмотрена под биноклями МБС-1 или Микромед MC2 Zoom 1 CR при увеличении 10~40х.

Отбор остатков остракод производился из каждого образца тотально. Все встреченные раковины были помещены в камеры Франке.

Отобранные створки и целые раковины остракод были определены до вида и распределялись по возрастным стадиям, полу (у взрослых особей). Подсчитывалось количество разрозненных створок, целых раковин (в подсчетах принимались за 2 створки) и отдельных обломков (если на них сохранялись диагностические признаки). После определения, коллекция остракод была подготовлена для съемки на сканирующем микроскопе.

Съемка материала была проведена на СЭМ-микроскопах в кабинете приборной аналитики в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (Cambridge CamScan-4 и TESCAN VEGA-II XMU) и в Межкафедральной лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета МГУ (на приборах JSM-6380LA и Cambridge CamScan S-2).

Каждая створка раковины была сфотографирована дважды и изучена как снаружи, так изнутри (целые раковины сняты с обеих боковых сторон, некоторые дополнительно с вентральной и дорсальной сторон).

Полученные изображения обрабатывались в графическом редакторе GIMP (V2.10.18). Морфометрические измерения проводились в программах ImageJ и GIMP, статистическая обработка полученных данных в Excel. Рисунки сделаны в CorelDRAW, GIMP, Excel. В морфометрический анализ были включены только

целые экземпляры; обломанные створки не учитывались.

Створки взрослых особей определялись по степени развития порово-канальной зоны, дополнительными признаками являлись толщина створки, степень высоты заднего конца, а также соотношение длины к высоте (все эти параметры максимальны у взрослых особей). Затем по каждому виду были составлены таблицы, где СЭМ-фото из разных образцов (т.е. разных временных интервалов) группировались по возрастным стадиями (Рисунок 11).

Обозначения возрастных стадий приняты в соответствии с работой Horne, 2002: Ad. – взрослая особь и возрастные стадии от A-1 до A-8, где A-8 – первая (самая юная), а A-1 – последняя перед половым созреванием.

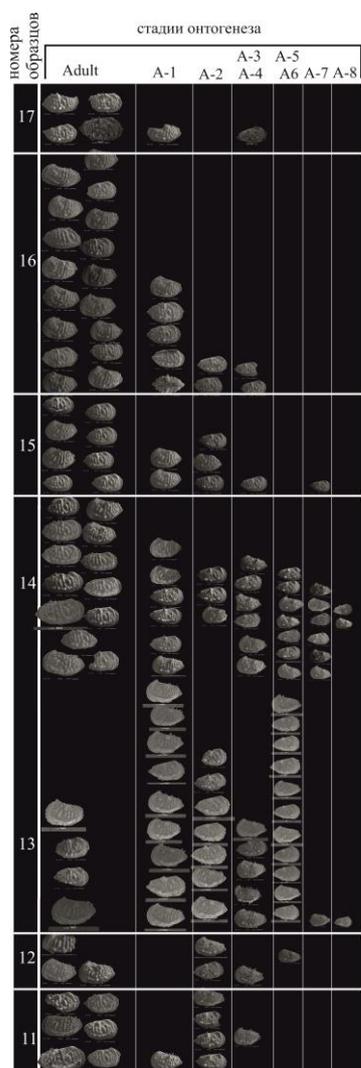


Рисунок 11. Изучение онтогенеза на примере *Lophocythere bucki* (из разреза Михайловцемент).

У створок выделяют передний (ПК) и задний концы (ЗК) (или передний и задний края), спинной и брюшной края, переднеспинной и заднеспинной углы. Створка делится на сектора: передний, передне-спинной, заднеспинной, переднебрюшной, заднебрюшной, брюшной (Рисунок 12).

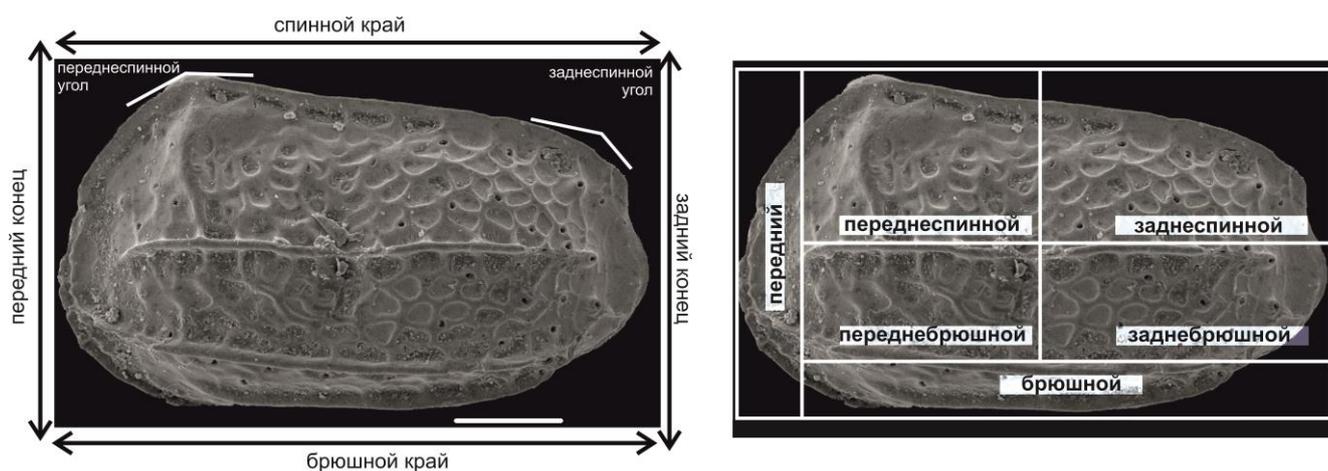


Рисунок 12. Общая морфология раковины на примере *Palaeocytheridea (P.) kalandadzei*, LV, Ad.

Терминология, которая использовалась для описания морфологии раковины, приведена ниже.

Замочное ушко – поверхность спинного края раковины над краевыми элементами замка.

Замок – расположенная на спинном крае структура, служащая для соединения створок раковины.

Зуб – локализованный выступ в замковой области, входящий в выемку противоположной створки. Передний и задний зубы располагаются по краям замка раковины.

Зубчики – составные части зуба, более мелкие структуры.

Срединный желобок, желобок – элемент замка раковины, находящийся между зубами. Состоит из ямок, ямко-групп или просто в виде выступа (на правой створке раковины).

Отпечаток аддуктора – бугорки или углубления на внутренней поверхности створок, к которым при жизни животного прикреплялись мускулы-аддукторы. Находится в центре раковины, состоит из нескольких сближенных пятен.

Порово-канальная зона – зона интенсивного развития поровых каналов, особенно ярко развита на переднем и заднем концах раковины (Рисунок 13 а).

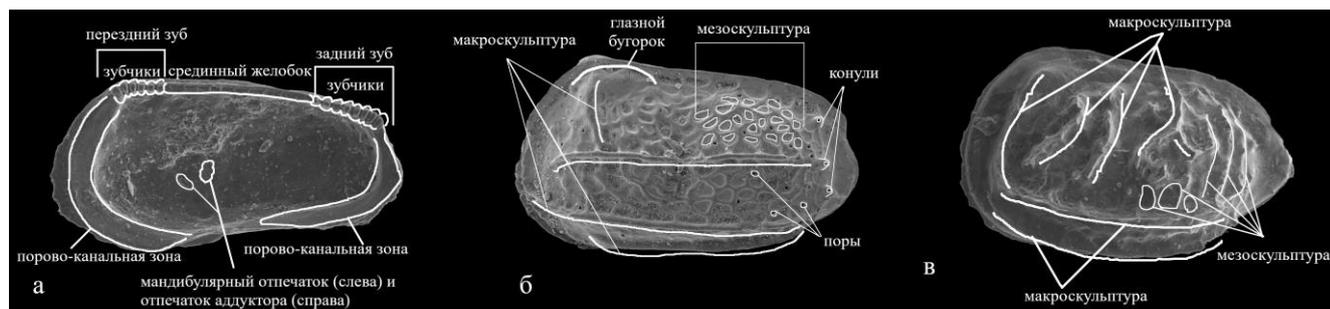


Рисунок 13. Морфология раковины а–б – на примере *Palaeocytheridea (P.) kalandadzei*, LV, Ad.; а – вид изнутри; б – вид снаружи; в – на примере *Lophocythere acrolophos*, LV, Ad, вид снаружи.

Глазной бугорок – округлый выступ с утончением стенки в переднеспинной области створки, отмечающий предположительное место глаза у животного при жизни.

Мускульный бугорок, мускульное поле – возвышение на поверхности створки снаружи, которое находится над отпечатком мускула-аддуктора.

Поры – отверстия каналов, пронизывающих стенку раковины. Поры могут быть простые (сквозь которые проходили щетинки-сенсиллы), ситовидные (проходила единственная щетинка через крупную пору, которая окружена сеткой из более мелких пор) и экзокринные (через которые не проходили щетинки, но, возможно, они играли роль при линьке).

Ямки – скульптурные элементы на раковине снаружи в виде ямок округлого очертания.

Ямко-группы – ямки, которые группируются по несколько штук, образуя ряд или розетку из нескольких.

Макроскульптура – крупные скульптурные элементы (шипы или ребра), которые меняют очертания раковины. В онтогенезе ярко выражена с самых ранних стадий.

Мезоскульптура – более мелкие скульптурные элементы, наложенные на макроскульптуру. Могут быть в виде ребрышек, ячеек, ямок, сетки.

Ребро – элемент макроскульптуры, узкое вытянутое, равномерно утолщенное образование.

Шип – пустотелое или сплошное возвышение с округлым основанием и острой вершиной.

Конули – округлый бугорок с порой посередине, через которую при жизни животного проходила щетинка.

Ретикулум – сетка мезоскульптуры, располагается между элементами макроскульптуры, может быть мелко- и крупноячеистая (Рисунок 13 б, в).

Для описания замка раковины и его эволюции введено понятие «зубная формула», которое записывается как АТ[G]РТ, где АТ – передний зуб замка (anterior tooth), [G] – желобок (groove), РТ – задний зуб (posterior tooth) (Shurupova, Tesakova, 2017, 2019). Вместо буквенных обозначений указывается количество элементов замка, например, для вида *P. (P.) kalandadzei* зубная формула 6[11]6 означает, что передний и задний зубы замка состоят из 6 более мелких зубчиков каждый, а желобок – из 11 ямко-групп, которые формируются из слившихся двух-трех ямок.

Коллекции остракод хранятся на геологическом факультете МГУ им. М.В. Ломоносова (кафедра региональной геологии и истории Земли) и биологическом факультете МГУ им. М.В. Ломоносова (кафедра биологической эволюции). Номера экземпляров, происходящих из Сокурской скважины, имеют аббревиатуры Sokur, Sokur-Ya, S-; Михайловского рудника: КМА-, КМА2-, КМА-3, Kursk-, КМА-G3-, КМА-G5-, КМА-G6-; КО2-; Михайловцемента: МС-, МС2- (после дефиса указывается номер экземпляра).

2.3. Фациальная характеристика среднеюрских разрезов и обстановки в морях ВЕП

Юрские отложения широко распространены на Русской плите ВЕП, откуда происходит весь изученный материал. На территории Центральной России в средней юре находилось Среднерусское море (Рисунок 14).

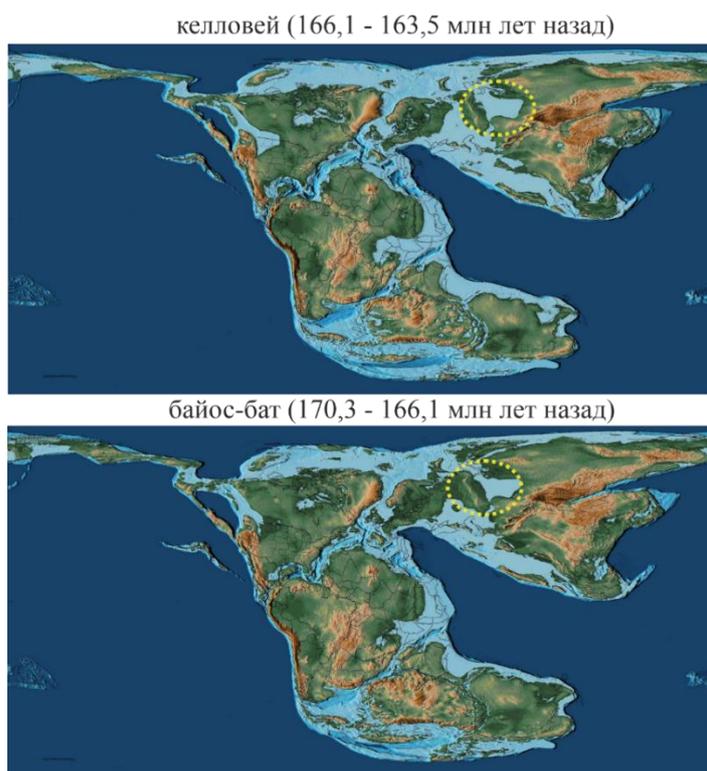


Рисунок 14. Среднеюрская палеогеографическая карта мира. Среднерусское море отмечено желтым пунктиром (по Scotese, 2016).

Этот эпиконтинентальный бассейн в разное время соединялся с тепловодным океаном Тетис и холодноводным бореальным морям. Отложения изученных разрезов сформировались в морских условиях, со смешанной водной массой (Рисунок 15).

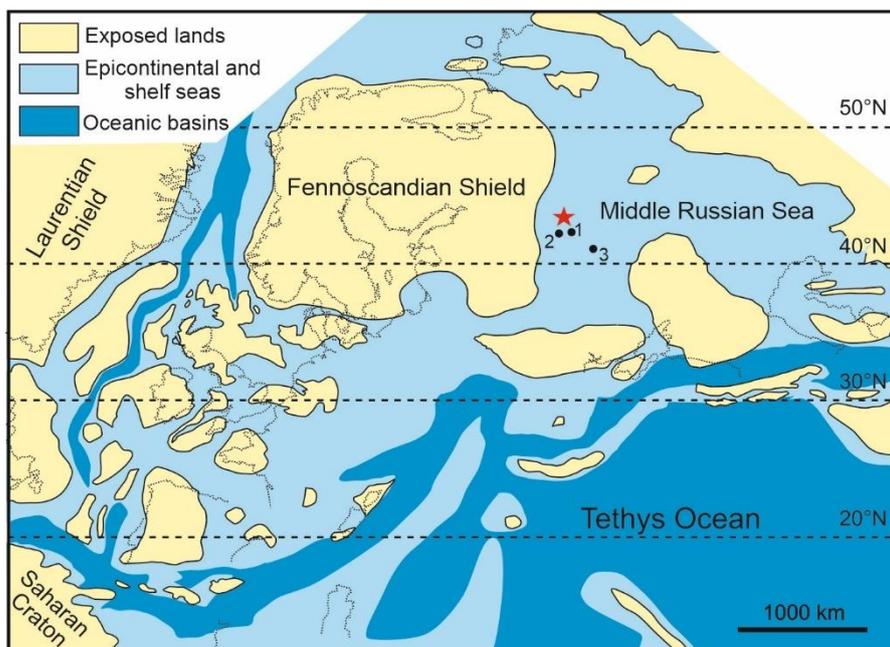


Рисунок 15. Схематическая карта европейской части России в позднекелловейском – оxfordском веках (по Wierzbowski, Rogov, 2011 и Averianov, Zverkov, 2020). Красной звездочкой отмечена Москва. 1 – разрез Михайловцемент, Рязанская область, г. Михайлов; 2 – Михайловский рудник, Курская область, г. Железногорск; 3 – Сокурская скважина, г. Саратов.

В раннеюрское время на территории европейской части России преобладали континентальные условия; в конце ранней юры континентальный режим на РП сохранялся, но ее южные районы испытывали слабое погружение. В начале среднеюрской эпохи (ааленский век) большая часть РП по-прежнему представляла собой холмистую равнину, на Востоке и на Западе ограниченную возвышенностями, но в прогибающиеся южные части платформы двумя рукавами проникло море (Карамышева-Елпатьевская, 1972).

Наступление моря на РП, начавшееся в ааленском веке, сохранялось до конца среднеюрской эпохи и достигло максимума в позднеюрскую эпоху. В байосском веке постепенно уменьшались размеры и высоты горных хребтов, расширялись низменности и морские бассейны. На РП образовался мелководный морской бассейн, в который проникали тетические воды с юго-восточного и западного направлений. С начала батского века произошло соединение Среднерусского и

Бореального морей. В батском веке этот бассейн занимал всю территорию Центрально-Черноземной области, не утратил связи с северными и южными акваториями, хотя и сильно обмелел (Сазонова, Сазонов, 1967).

В конце среднеюрской эпохи, в келловейском веке, вновь произошла сильная трансгрессия, море покрыло большую часть Русской платформы (равнины) (Сазонова, Сазонов, 1967; Лев, Кравец, 1982). С середины раннекелловейского века наблюдалось начало крупной трансгрессии (внутри которой можно выделить несколько трансгрессивно-регрессивных циклов), комплексы остракод из изученных разрезов свидетельствуют о смешении двух водных масс – бореальной и тетической. Похожие условия сохранялись и в среднем келловее. В позднекелловейское время, в связи с усилением влияния бореальных вод, наблюдалось снижение температуры поверхностных вод палеобассейна и снижение температурного градиента между поверхностными и глубокими водными массами до 2 °С (градиент рассчитан по разнице изотопной подписи $\delta^{18}\text{O}$ между раковинами пелагических белемнитов и аммонитов и бентосных гастропод), что могло привести к падению солености глубоких вод с 29 до 24‰ (Wierzbowski et al., 2012).

К концу среднеюрской эпохи усилилась активность подводных вулканов в морях Восточной Европы, что реконструируется по изотопной подписи $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ из ростров белемнитов и раковин аммонитов (Wierzbowski et al., 2012).

2.4. Петромагнитные данные

Помимо палеогеографических и других палеоэкологических изменений, которые могут занимать несколько миллионов лет, обстановки изменяются ритмично под влиянием орбитально-климатических циклов Миланковича, связанных с периодическими изменениями параметров орбиты Земли. Климатические флуктуации возникают из-за перераспределения на поверхности Земли количества солнечной радиации, что вызывает изменения в биоте (смещение границ ареалов, вариации биопродуктивности). Оледенения и потепления чередуются с периодичностью, которую можно рассчитать по палеомагнитным

данным, этим занимается циклостратиграфия. Изменяется форма земной орбиты (эксцентриситет: орбита меняется с эллиптической на круговую, величины малого и большого цикла эксцентриситета постоянны и составляют, соответственно, $E_1 \sim 100\,000$ лет и $E_2 \sim 400\,000$ лет), угол наклона оси (нутация, угол колеблется от 21,5 до 24,5 градусов, цикл $\sim 41\,000$ лет) и направление вращения Земли вокруг своей оси (прецессия, полный оборот $\sim 26\,000$ лет) (Рисунок 16) (Габдуллин, 2005; Журавлев, 2018).

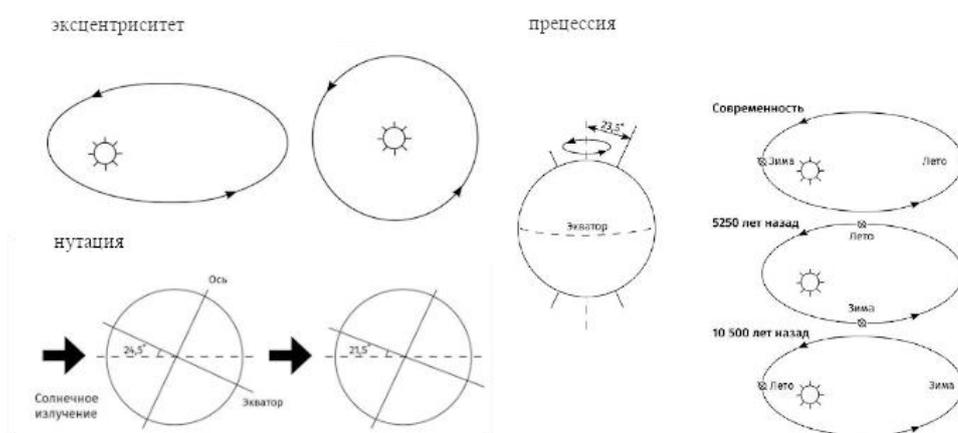


Рисунок 16. Схематическое изображение циклов Миланковича (Журавлев, 2018).

Циклостратиграфия позволяет рассчитать время, за которое сформировался изучаемый разрез и рассчитывать темпы эволюционных изменений, время существования вида и т.п.

Поэтому интересно было сравнить полученные данные по остракодам с циклостратиграфией. А.Ю. Гужиковым и А.М. Суринским (СГУ) были рассчитаны скорость осадконакопления и циклы Миланковича в разрезах Сокурский (Дзюба и др., 2017) и Михайловцемент (неопубл. данные).

В Сокурском разрезе установлено девять циклов малого и два цикла большого эксцентриситета. Исходя из этих данных, предполагается, что при формировании отложений скорость осадконакопления в разрезе была неравномерная: от ~ 2.4 см/тыс. лет в более молодой (верхней) части и до ~ 11.7

см/тыс. лет в более древней (нижней). По петромагнитным данным получено время, за которое сформировались отложения всего разреза: по E2 это ~ 813.8 тысячи лет, а по E1 ~ 867.2 тысячи лет (Дзюба и др., 2017 и неопубл. данные).

Для разреза Михайловцемент выявлены один цикл большого эксцентриситета и четыре малых. Предположительно, средняя скорость осадконакопления в разрезе составляет ~ 5 см/тыс. лет, а отложения сформировались за ~ 370 тыс. лет (остальное время приходится на перерывы в осадконакоплении, как явные, так и скрытые, а также на крупный перерыв в опробовании между средним и верхним келловеем) (графики приведены в главе Результаты).

2.5. Систематический список изученных остракод

Надродовая система изученных видов приводится по Практическому руководству..., 1990. Подробное описание морфологии остракод, чья эволюция изучалась, вынесено в главу Результаты настоящей работы.

Класс Ostracoda Latreille, 1806

Подкласс Podocopa Sars, 1866

Отряд Podocopida Sars, 1865

Подотряд Cytherocopina Gruendel, 1967

Надсемейство Progonocytheracea Sylvester-Bradley, 1948

Семейство Progonocytheridae Sylvester-Bradley, 1948

Род *Camptocythere* Triebel, 1950

Подрод *Camptocythere* (*Camptocythere*) Triebel, 1950

C. (C.) lateres Tesakova et Shurupova, 2017

Семейство Neurocytheridae Gruendel, 1975

Род *Lophocythere* Sylvester-Bradley, 1948

L. acrolophos Whatley, Ballent et Armitage, 2001

L. interrupta Triebel, 1951

L. karpinskyi (Mandelstam in Lyubimova, 1955)

L. ex gr. scabra Triebel, 1951

L. tuberculatus sp. nov.

L. bucki Lutze, 1960

Семейство Pleurocytheridae Mandelstam, 1960

Род *Palaeocytheridea* Mandelstam, 1947

Подрод *Palaeocytheridea* (*Palaeocytheridea*) Mandelstam, 1947

P. (P.) kalandadzei Tesakova, 2013

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ. Морфология и онтогенез раковины изученных видов остракод надсемейства Progonocytheracea из средней юры РП

3.1. *Camptocythere (C.) lateres* Tesakova et Shurupova, 2017

В юрском периоде представители рода *Camptocythere* Tribel, 1951 были широко распространены в арктических и бореальных палеобассейнах на территории современных Европы, Западной и Восточной Сибири (Triebe, 1950; Никитенко, 2009).

Вид *Camptocythere (Camptocythere) lateres* Tesakova et Shurupova, 2017 известен из верхнего байоса (аммонитовая зона Michalskii) и нижнего бата (аммонитовая зона Besnosovi) Сокурской скважины. Всего изучено 223 экземпляра хорошей сохранности – отдельные створки и целые раковины взрослых и ювенильных особей (представлены 7 последними возрастными стадиями, первая и вторая отсутствуют).

Название виду было дано по форме раковины, которая похожа на кирпич, *lateres* (лат.) – кирпич. Голотип – MSU Sokur-Ya-049, правая створка самки из верхнего байоса (зона Michalskii) разреза Сокурской скважины (Саратовская область) с глубины 42,3 м (Рисунок 17, 4) (Shurupova, Tesakova, 2017).

Морфология раковины. Раковина среднего размера, округло-прямоугольного очертания в сагиттальной плоскости, умеренно выпуклая, с параллельными боковыми сторонами и уплощенными передним и задним концами.

Левая створка незначительно перекрывает правую в переднеспинном и заднеспинном углах; правая охватывает левую по спинному краю. Наибольшая длина приходится на медиальное сечение створки или несколько выше нее. Раковины, за исключением ПК и ЗК, на всем своем протяжении имеют практически одинаковую высоту; на раковинах самок незначительно выше ПК, у самцов оба конца почти одинаковые или выше задний, соответственно

максимальная высота раковин самок приходится на переднюю треть, самцов – на заднюю. Максимальная толщина приходится на заднебрюшную часть и лучше выражена на створках самцов и ювенильных особей; толщина раковин взрослых самок почти одинакова на всем протяжении. Спинной край прямой, слабо снижается к заднему концу у самок и строго горизонтален у самцов; в передний и задний концы переходит плавно на правых створках и с образованием закругленных тупых углов – на левых. Брюшной край прямой, вогнут примерно посередине, но ближе к переднему концу, в передний и задний концы переходит плавно на обеих створках. Передний конец высокий, округло-дугобразный, незначительно скошен в верхней части, что заметнее на правых створках; по краю уплощен. Задний конец ниже переднего у самок и выше у самцов; округло-треугольный; равномерно закруглен в нижней части и скошен в верхней, при этом на левых створках эта скошенная часть слабовыпуклая, а на правых отчетливо вогнутая; вдоль края уплощен. Глазной и мускульный бугорки на поверхности створки отсутствуют. Поры редкие, простые и ситовидные (Рисунок 17).

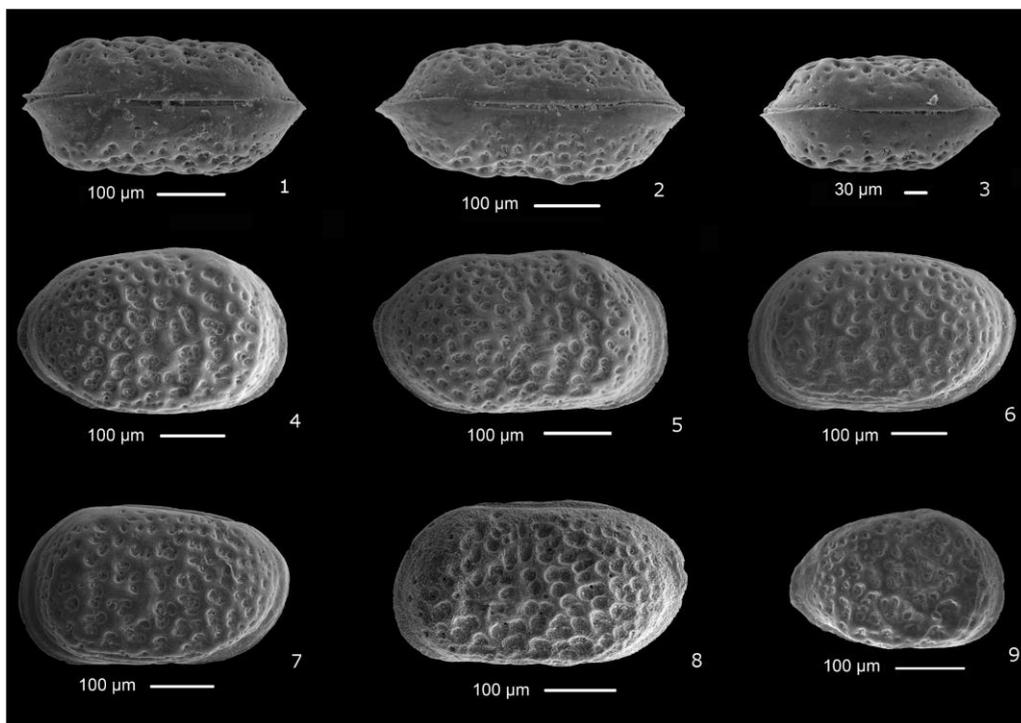


Рисунок 17. Створки *Camptocythere (C.) lateres*, вид снаружи. В метрах

указана глубина отбора образцов из Сокурской скважины. 1 – экз. MSU Sokur-45, С, дорсальная сторона, Ad., самка, 38,8 м; 2 – экз. MSU Sokur-14, С, дорсальная сторона, Ad., самец, 47,6 м; 3 – экз. MSU Sokur-19, С, дорсальная сторона, А-3, 47,6 м; 4 – Голотип MSU Sokur-Ya-049, RV, Ad., самка, 42,3 м; 5 – экз. 345 MSU Sokur-Ya-048, RV, Ad., самец, 42,3 м; 6 – экз. MSU S-22, С, вид слева, Ad., самка, 29,0 м; 7 – экз. MSU S-51, С, вид слева, Ad., самка, 31,5 м; 8 – экз. MSU S-28, С, вид слева, Ad., самец, 36,0 м; 9 – экз. MSU S-82, RV, А-2, 33,0 м (Shurupova, Tesakova, 2017).

Замок, как у всех представителей рода, трехчленный, зубная формула у взрослых особей 4[гладкий желобок]5. На правой створке у взрослой особи (как самки, так и самца) представлен срединным гладким желобком и краевыми элементами (зубами). Передний зуб рассечен на округлые зубчики: передний на четыре, задний на пять, размер которых уменьшается к периферии. Желобок имеет углубления в местах контакта с обоими зубами (Рисунок 18, 1-2).

Отпечаток аддуктора представлен неровным вертикальным рядом из четырех удлинённых пятен; два нижних пятна овальные, два верхних – овально-треугольные, и их положение несколько выбивается из общего ряда. Расположенный перед аддуктором мандибулярный отпечаток имеет округлую форму. Порово-канальная зона широкая, хорошо развита на обоих концах. Вдоль краев часто сохраняется узкая кайма.

Поверхность створок, кроме уплощенной части обоих концов (гладких), покрыта многочисленными округлыми ямками, часто объединяющимися в субвертикальные ряды или группы по 2–3 ямки. Размер ямок примерно одинаков на всей поверхности и уменьшается лишь по периферии. Стенки ямок, сливаясь, образуют сеть из низких, сглаженных, слабо выраженных ребер. Наиболее четко выражено косое ребро, протягивающееся от середины спинного края к середине

ПК. В районе переднеспинного угла (над зрительным органом) скульптура отсутствует.

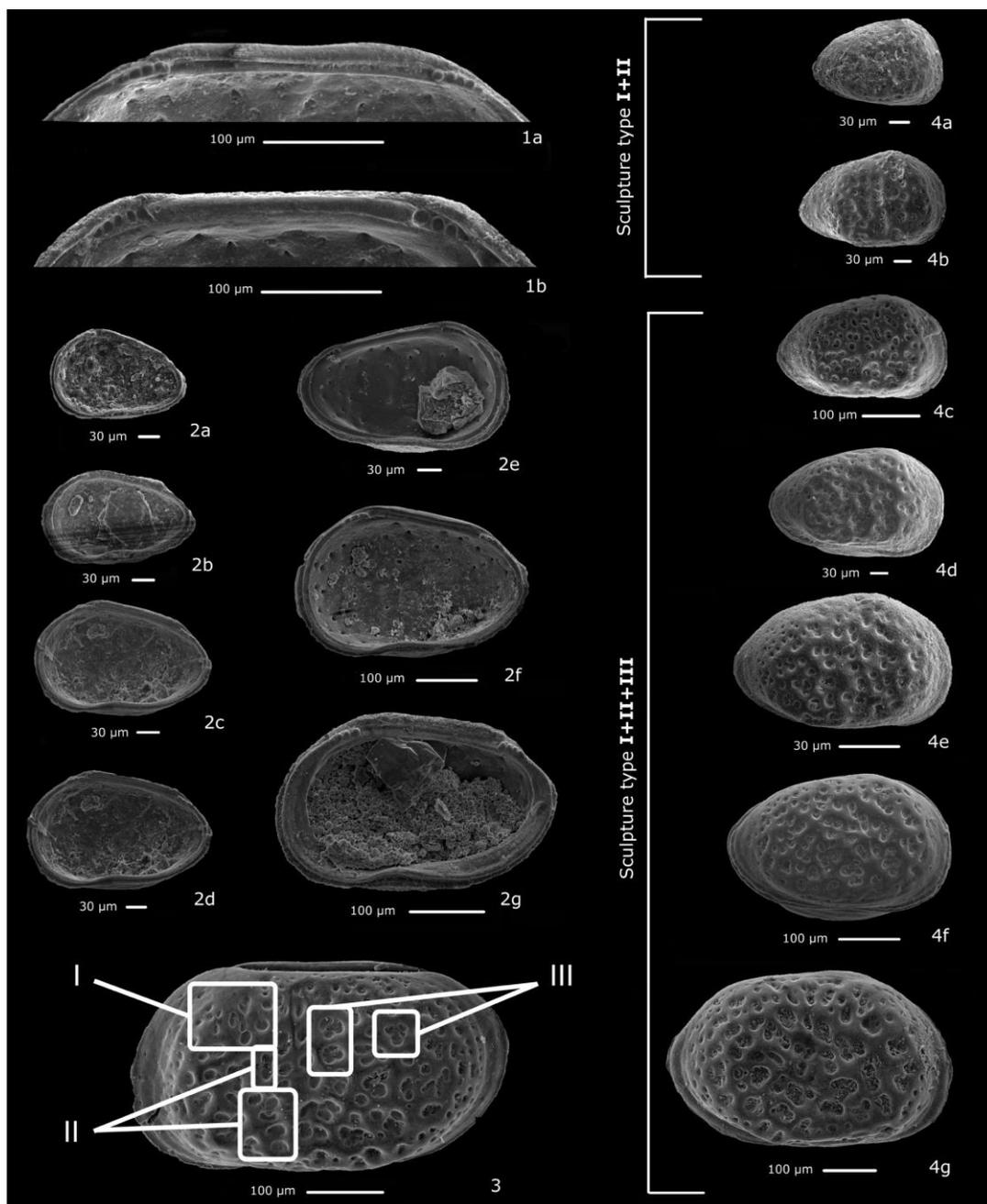


Рисунок 18. Развитие скульптуры и замка раковины в онтогенезе вида *Camptocythere (C.) lateres* из позднебайосского – раннебатского веков разреза Сокурской скважины (в метрах указана глубина отбора образцов). 1 – Замок раковины: а – экз. MSU Sokur-48, RV, Ad., самец, 42,3 м; б – экз. MSU S-64, LV, Ad., самец, 37,0 м. 2 – Онтогенез замка: а – экз. MSU S-21, RV, стадия А-6, 26,0 м; б – экз. MSU S-87, RV, А-5, 33,0 м; с – экз. MSU S-34, RV, А-4, 29,4 м; д – экз. MSU

S-34, RV, A-3, 29,4 м; e – экз. MSU Sokur-64, LV, A-2, 33,6 м; f – экз. MSU Sokur-Ya-229, RV, A-1, 27,8 м; g – экз. MSU S-62, RV, Ad., самка, 37,0 м. 3 – Скульптурные типы I, II, III (описание см. в тексте), экз. MSU Sokur-13, С вид слева, Ad., самец, 47,6 м. 4 – Развитие скульптуры в онтогенезе: a – экз. MSU S-21, RV, A-6, 26,0 м; b – экз. MSU S-14, RV, A-5, 42,9 м; c – экз. MSU S-45, RV, A-4, 42,3 м; d – экз. MSU S-2, С вид справа, A-3, 29,0 м; e – экз. MSU S-15, RV, A-2, 42,9 м; f – экз. MSU S-47, С вид справа, A-1, 31,5 м; g – экз. MSU Sokur-15, RV, Ad., самка, 47,6 м (Shurupova, Tesakova, 2017).

Скульптура представлена ямками разного размера и очертания, сливающимися по несколько штук на плоской части боковых сторон. Для удобства описания и изучения введено понятие «скульптурный тип» – по типу группировки ямок (Рисунок 18, 3) (Shurupova, Tesakova, 2017). На покатых частях створки ямки всегда отдельные – это скульптурный тип I. Ямки также могут группироваться неправильными рядами – скульптурный тип II или розетками с образованием низких, коротких и прерывистых ребер неправильных очертаний – скульптурный тип III. Различается промежуточный вариант скульптуры, с одновременным присутствием отдельных ямок и их групп (скульптурный тип I+II). Межьямочная поверхность выпуклая, массивная.

Изменчивость. Вид обладает довольно стабильным набором признаков; изменчивость выражается в вариациях размера и количества ямок, а также их конфигурации. Степень выраженности скульптуры прямо зависит от числа слившихся ямок. Наблюдались экземпляры, скульптуру которых можно было описать, как ячеистую, состоящую из крупных ячеек, равномерно расположенных по всей поверхности створки, в отличие от ямчатой (из мелких ямок, неравномерно разбросанных по поверхности створки), как у большинства.

Половой диморфизм проявляется в форме и размерах раковин самок и самцов. У первых раковины короче, и передний конец выше заднего. У самцов

раковины более длинные и крупные, а задний и передний концы имеют одинаковую высоту.

Онтогенез. Форма раковины. Возрастная изменчивость проявляется в увеличении размеров раковин, изменяется отношение длины к высоте (Рисунок 19), чем младше возрастная стадия, тем больше форма раковины приближается к треугольной (как и у всех остальных изученных видов остракод).

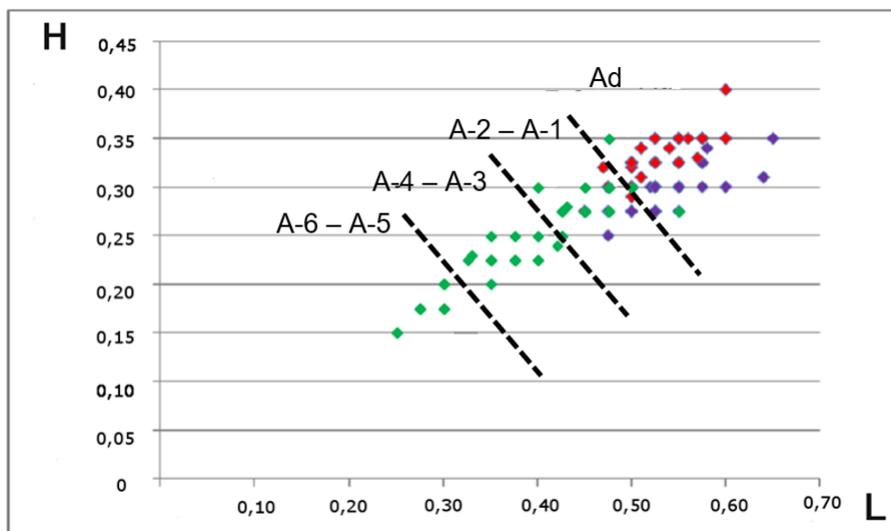


Рисунок 19. Соотношение длины (L) и высоты (H) раковины в мм у изученных экземпляров *Camptocythere (C.) lateres*: самцы (фиолетовые); самки (красные) и ювенильные особи (зеленые) (Shurupova, Tesakova, 2017).

Замок раковины. В процессе онтогенеза у *C. (C.) lateres*, при сохранении общего плана строения замка, отмечается изменение краевых зубов (Рисунок 18, 2 и 20). У самых молодых экземпляров (А-6) – это короткие валиковидные зубы с наметившимися бугорками, по два на каждом; ширина желобка не меняется. На стадии А-5 происходит удлинение валиковидных зубов; на переднем намечаются четыре бугорка, на заднем – шесть. На стадиях А-4 – А-3 обособляются первые три бугорка, как на переднем, так и на заднем зубах; на валиковидной части переднего зуба остается один бугорок, на заднем зубе таких бугорков,

объединенных общим основанием, три. На стадии А-2 передний зуб состоит из трех обособленных округлых зубчиков, на заднем зубе четыре обособленных зубчика, а в начале и конце желобка начинают появляться углубления. На стадии А-1 передний зуб состоит из трех отдельных округлых зубчиков, уменьшающихся к периферии, а задний – из четырех. У взрослых остракод передний зуб состоит из четырех, а задний из пяти зубчиков, ширина желобка равномерная, с углублениями в начале и конце. Онтогенез замка *C. (C.) lateres* оказался одинаков на всех уровнях разреза.

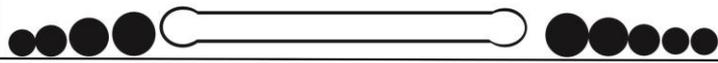
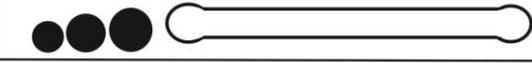
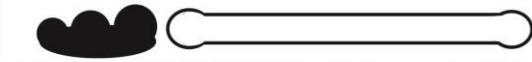
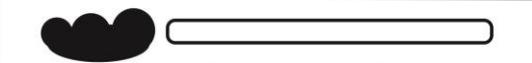
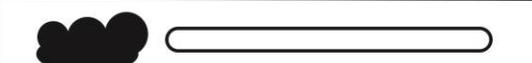
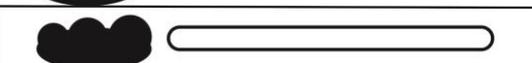
Стадии онтогенеза	<i>C. (C.) lateres</i>	
Adult		
A-1		
A-2		
A-3		
A-4		
A-5		
A-6		

Рисунок 20. Схема развития замка *Camptocythere (C.) lateres* в онтогенезе. Здесь и далее – черным цветом отмечены элементы краевых зубов, белым – элементы желобка (по Shurupova, Tesakova, 2017).

Скульптура раковины. Развитие скульптуры в онтогенезе идет от типа I через переходный тип II и завершается типом III (Рисунок 18, 4 и 21).

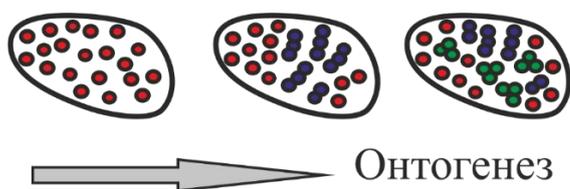


Рисунок 21. Схематичное развитие скульптуры *Camptocythere (C.) lateres* в онтогенезе. Разными цветами отмечены элементы скульптурных типов: I – красным; II – синим; III – зеленым.

На самых ранних стадиях (А-8 – А-6) скульптура представлена только ямками. На стадиях А-5 – А-4 к ним прибавляются сгруппированные в ряды ямки. Начиная со стадии А-3 к этим двум скульптурным типам прибавляются и группы ямок, собранные в розетки. Т.е. в онтогенезе скульптура усложняется, на створках взрослых представителей наблюдаются все известные скульптурные типы. Чем младше возрастная стадия, тем меньше ямок развито на поверхности, и тем слабее выражены ребра (до полного отсутствия).

Та же тенденция к усложнению скульптуры, которая выявлена в онтогенезе, наблюдается и в эволюции у взрослых представителей (Рисунок 22).

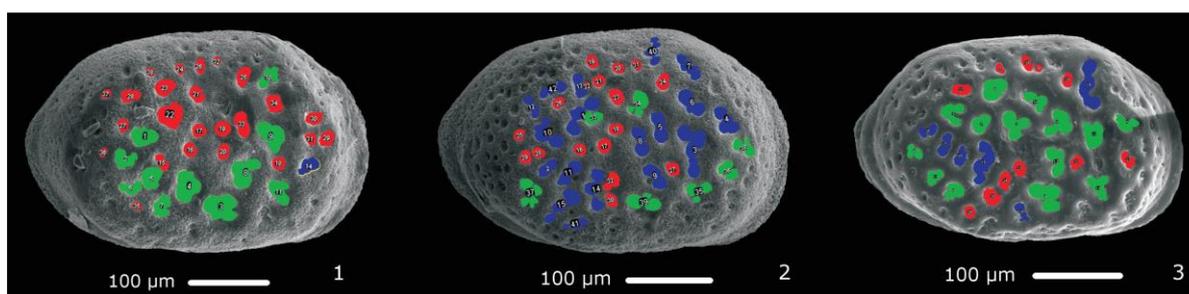


Рисунок 22. СЭМ-фото раковин *Camptocythere (C.) lateres*, RV, Ad., самки; в метрах указана глубина образцов. 1 – экз. MSU S-57, 50,3 м (преобладает скульптурный тип I, отмечен красным); 2 – экз. MSU S-68, 44,6 м (преобладает скульптурный тип II, отмечен голубым); 3 – экз. MSU Sokur-Ya-012, 37,4 м (преобладает скульптурный тип III, отмечен зеленым) (Shurupova, Tesakova, 2017).

3.2. *Palaeocytheridea (P.) kalandadzei* Tesakova, 2013

В среднеюрскую эпоху представители рода *Palaeocytheridea* были широко распространены в палеобассейнах Западной и Восточной Европы. В основном это обитатели мелких эпиконтинентальных морей. Автором изучены экземпляры взрослых и ювенильных представителей *P. (P.) kalandadzei* из верхнего байоса и нижнего бата (аммонитовые зоны Michalskii и Besnosovi) РП из разреза Сокурской скважины. В материале представлены пять последних возрастных стадий (Ad. – A-5), более младшие возрастные стадии в ископаемом состоянии не сохранились. В общей сложности изучено 110 экземпляров, сохранность которых варьировала от прекрасной до удовлетворительной. Онтогенез замка удалось изучить для стадий: Ad., A-2 и A-4, у представителей других возрастных стадий замок раковины был разрушен или заполнен породой.

Морфология раковины. Описание морфологии приводится по Тесаковой, 2013: «Раковина удлинённая, по очертаниям приближается к параллелепипеду, умеренно равномерно выпуклая. Левая створка охватывает правую по всему контуру, особенно заметно в переднеспинном и заднеспинном углах. Максимальная длина на середине высоты створки, максимальная высота в районе замочного ушка, максимальная толщина – в задней трети раковины. Спинной край прямой, незначительно наклонен к заднему концу; в передний конец переходит через хорошо выраженное замочное ушко, в задний конец через уступ, почти под прямым углом. Брюшной край не параллелен спинному, слабо наклонен к заднему концу и вогнут посередине, однако из-за продольного ребра, расположенного прямо на брюшном крае, при виде сбоку производит впечатление прямого и практически параллельного спинному; в передний и задний концы переходит плавно. Передний конец высокий, плавно закруглен, несколько скошен сверху. Вдоль него развита краевая кайма с несколькими короткими шипами, не выходящими за ее контур. Задний конец немного ниже переднего, коробчатого очертания, короткий у самок и чуть более удлинённый у самцов. Глазной бугорок невысокий, округлый. Мускульное поле в виде короткой вертикальной депрессии

почти посередине створки. На боковой поверхности развиты три отчетливых, прямых, продольных ребра. Первое из них – медиальное – расположено на середине высоты створки, начинается на выпуклой части заднего конца и заканчивается на переднем, не доходя до его уплощенной части. Второе, более длинное, находится на брюшной стороне; начинается на уплощенной части заднего конца, отходя практически от заднего края и, пересекая передний конец, достигает переднего края. Эти ребра почти параллельны, лишь слабо расходятся к заднему концу. Окончания медиального ребра на заднем и переднем концах всегда слабо отклоняются вниз, а брюшного – вверх; ребра как бы стремятся слиться в вытянутый эллипс. Третье, наиболее короткое из продольных ребер, развито вдоль брюшного края и формирует нижний контур створки при виде сбоку; оно начинается вблизи заднего конца и не доходит до переднего. У глазного бугорка берет начало косое вилочковидное ребро, у которого лучше развита задняя ветвь, направленная наискось вниз и упирающаяся в срединное ребро. Передняя ветвь вилички обычно очень короткая, или нитевидная, слабо заметная. В заднеспинной части створки имеется короткое, весьма тонкое, аркообразное ребро, лучше выраженное на правых створках. Его заднее окончание упирается в срединное ребро, а переднее достигает мускульной депрессии. Вся межреберная поверхность покрыта сетчатой скульптурой – ретикулумом. И ребра, и стенки ретикулума низкие, валиковидные, округлые в сечении. На заднем конце могут присутствовать 2–3 небольших бугорка.

У личинок более округло-треугольная форма раковины (чем моложе, тем треугольнее). Слабее развит ретикулум (вплоть до гладких форм). Небольшие бугорки имеются в количестве 6–8 штук: на межреберной поверхности между аркообразным (почти не выраженным) и медианным ребрами и между медианным и брюшным ребрами. Причем бугорки расположены как в задней, так и в центральной и передней частях створки.

Замок на правых створках представлен удлинёнными, насеченными зубами в краевых частях (передний зуб насечен на 7 частей, задний на 8) и насеченным

срединным желобком с ямками для 9 цилиндрических сегментов валика противоположной створки.

Изменчивость. Может варьировать степень развития ретикулума: от весьма четкого до слабо заметного. Половой диморфизм: раковины самок более высокие и короткие, чем у самцов, и схождение спинного и брюшного краев у них выражено сильнее. Раковины самцов низкие и вытянутые, почти прямоугольного очертания: передний и задний концы зачастую одной высоты.» (Рисунок 23)

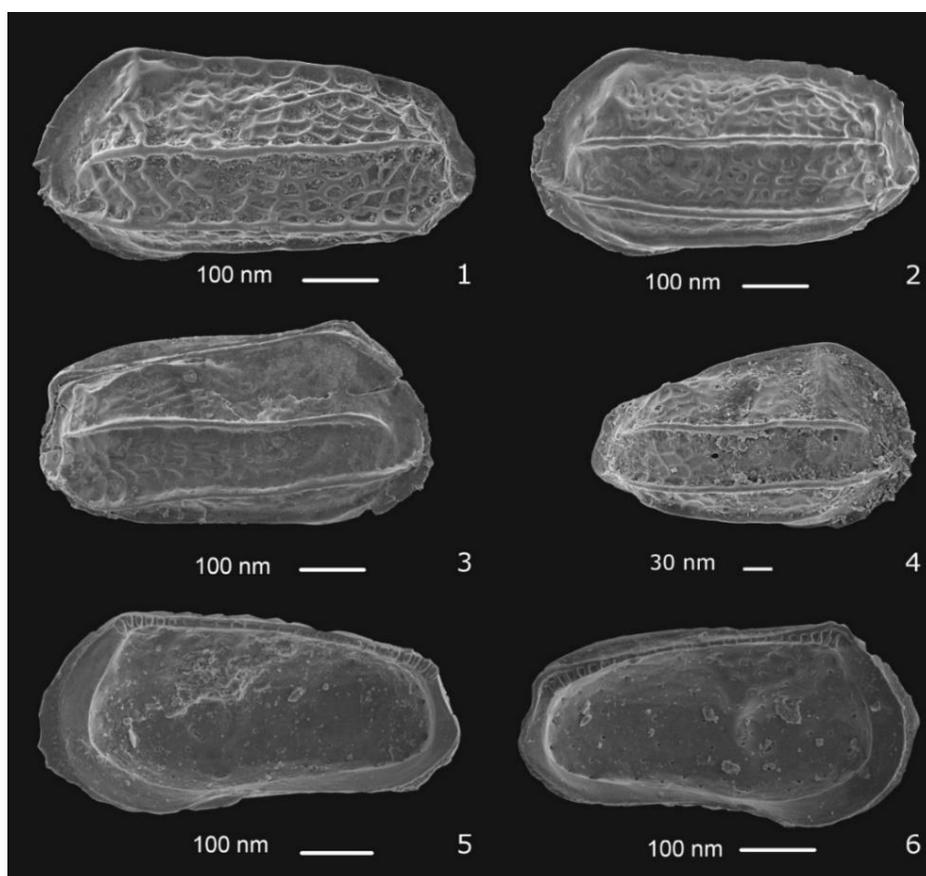


Рисунок 23. Створки раковин *Palaeocytheridea (P.) kalandadzei*, в метрах указана глубина отбора образцов из Сокурской скважины. 1 – Голотип КП МГУ, № 372–Sokur-8, LV, Ad., самец, 47,6 м; 2 – экз. Sokur-165, C, Ad., самка, вид слева, 4,4 м; 3 – экз. Sokur-166, C, Ad., самец, вид слева, 4,4 м; 4 – экз. Sokur-112, RV, A-2, 21,6 м; 5 – экз. Sokur-103, RV, Ad., самец, изнутри, 16,8 м; 6 – экз. Sokur-104, LV, Ad., самка, изнутри, 16,8 м.

Онтогенез. Форма раковины. Возрастная изменчивость проявляется в увеличении размеров раковин, кроме того, изменяется отношение длины и высоты (Рисунок 24).

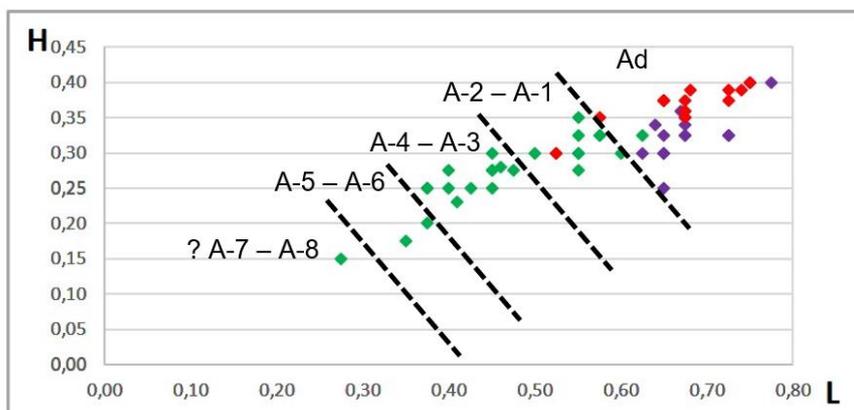


Рисунок 24. Соотношение длины (L) и высоты (H) раковины в мм у изученных экземпляров *Palaeocytheridea (P.) kalandadzei*: самцы (фиолетовые ромбы); самки (красные) и ювенильные особи (зеленые).

Замок раковины. Судя по имеющемуся материалу, онтогенез замка раковины идет по пути уменьшения количества зубчиков в переднем и заднем зубах и укрупнению размера и уменьшению количества ямок в желобке. На стадии A-4 передний зуб состоит из семи, а задний из девяти зубчиков; желобок равномерно мелко насечен. На стадии A-2 строение зубов не меняется, а желобок состоит из 12 ямко-групп. У взрослых представителей передний зуб насечен на шесть зубчиков, задний на восемь, в желобке 11 ямко-групп (Рисунок 25).

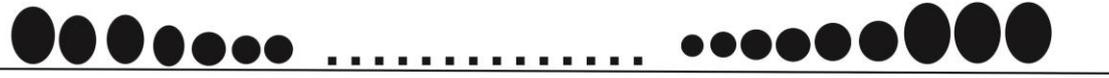
Стадии онтогенеза	<i>P. (P.) kalandadzei</i>
Adult	
A-2	
A-4	

Рисунок 25. Схема развития замка *Palaeocytheridea (P.) kalandadzei* в онтогенезе.

Скульптура раковины. Макроскульптура формируется на ранних стадиях онтогенеза, ее особенности с возрастом не меняются.

Мезоскульптура в отдельно взятых онтогенезах (в отложениях разного возраста) изменяется от гладкой, через ямчатую к ячеистой. Эти изменения происходят не по всей поверхности створки одновременно, а последовательно в разных ее секторах (Рисунок 26). Раньше всего, на стадиях А-7 – А-4, развитие скульптуры происходит от гладкой поверхности во всех шести секторах створки (скульптурный тип *P. (P.) kalandadzei* – 1 (РК1)), с последовательным появлением ямок в переднеспинном, переднебрюшном и брюшном секторах и ячеек в заднеспинном и заднебрюшном секторах (РК2). На стадии А-3 ячеистая скульптура наблюдается в заднеспинном, заднебрюшном и брюшном секторах; на переднеспинном и переднебрюшном секторах сохраняются ямки (РК3). На стадиях А-2 – А-1 ямки сохраняются только в переднеспинном секторе, все остальные – ячеистые (РК4). У взрослых представителей вся поверхность створки несет сетчатую скульптуру (РК5).

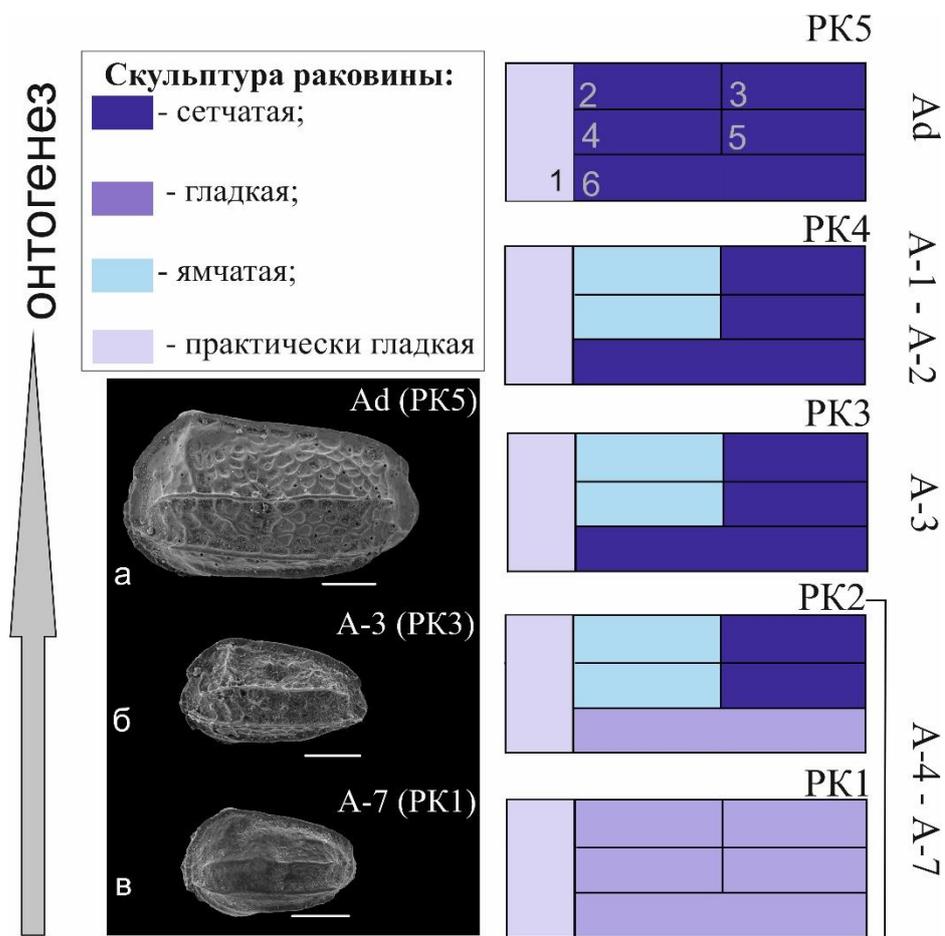


Рисунок 26. Развитие мезоскульптуры *Palaeocytheridea (P.) kalandadzei* в онтогенезе. Левый ряд – СЭМ-фото, масштабная линейка 100 μm , в метрах указана глубина отбора образцов из Сокурской скважины: а – экз. Sokur-115, LV, Ad., 20,5 м; б – экз. Sokur-94, LV, A-3, 22,7 м; в – экз. Sokur-66, LV, A-7, 20,5 м. Правый ряд – схемы с секторами раковины, цифрами обозначены: 1 – передний; 2 – переднеспинной; 3 – заднеспинной; 4 – переднебрюшной; 5 – заднебрюшной; 6 – брюшной.

Вверх по разрезу у взрослых представителей обнаружена тенденция к сглаживанию скульптуры. В то время как в отдельно взятых онтогенезах (с разных уровней разреза) мезоскульптура раковины по-прежнему изменялась от гладкой (PK1), через ямчатую (PK2 – PK4) к ячеистой (PK5) (Рисунок 27).

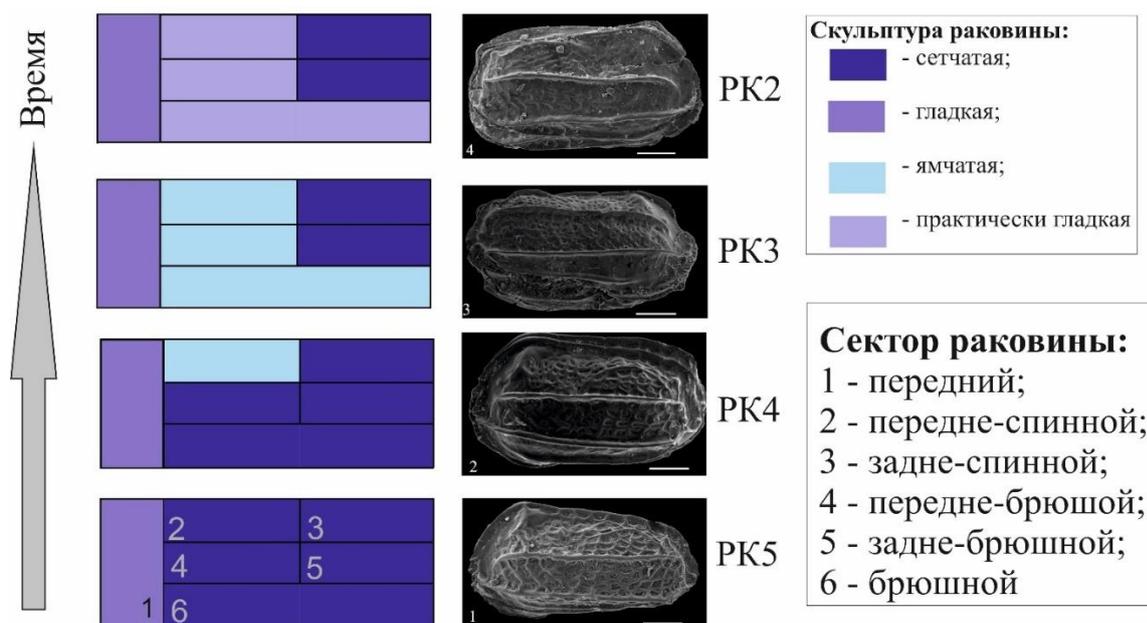
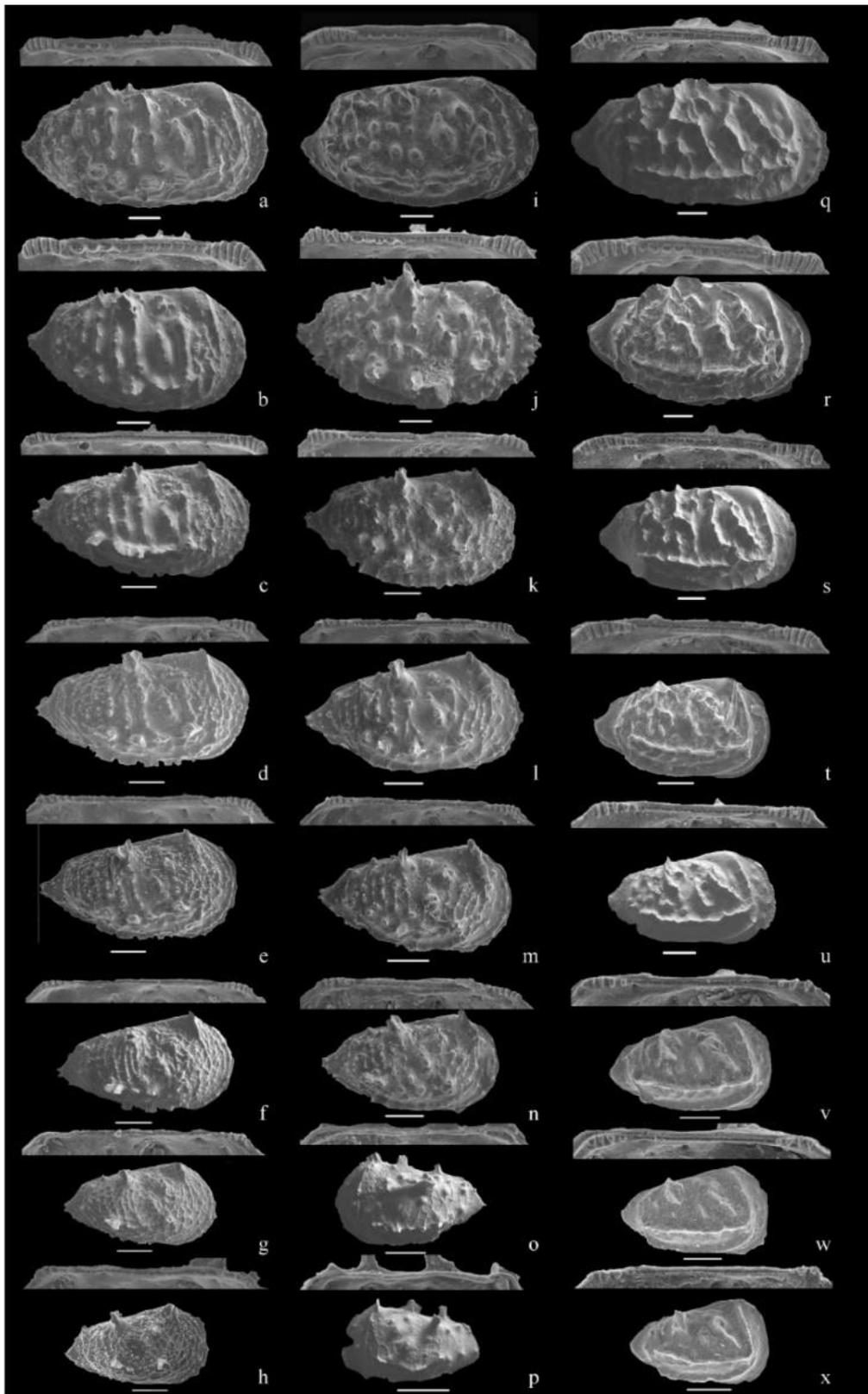


Рисунок 27. Эволюция мезоскульптуры *Palaeocytheridea (P.) kalandadzei*.

Слева – схематическое изображение с секторами раковины. СЭМ-фото, масштабная линейка 100 μm . 1 – голотип КП МГУ, № 372–Sokur-8, LV, Ad., самец, скульптурный тип РК5, 47,6 м (фото из Тесакова, 2013: Фототаблица V, Фиг. 7); 2 – экз. Sokur-165, С (вид слева), Ad., самка, скульптурный тип РК4, 4,4 м; 3 – экз. S-125, С (вид справа, немного вентрально), Ad., самка, скульптурный тип РК3, 8 м; 4 – экз. Sokur-166, С (вид справа), Ad., самка, скульптурный тип РК2, 8 м.

3.3. Род *Lophocythere* Sylvester-Bradley, 1948

Род *Lophocythere* появился в байосском веке в Западной Европе, где просуществовал до начала верхней юры. На РП его представители появились с начала келловоя, куда проникли с морской трансгрессией. В Среднерусском море лофоцитеры развивались на протяжении всего келловейского века и исчезли в самом начале оксфордского века.



Фототаблица I. Изученные виды рода *Lophocythere* из разреза Михайловцемент (Рязанская обл.); для каждого экземпляра приведены изображения: створка снаружи (нижнее фото) и замочный край (верхнее фото); масштабная линейка 100 µm (Shurupova, Tesakova, 2019).

a–h – *L. bucki*, RV: a – экз. МГУ МС-80, самец, обр. 15; b – экз. МГУ МС2-304, Ad., самка, обр. 15; c – экз. МГУ МС2-303, A-1, обр. 15; d – экз. МГУ МС2-118, A-2, обр. 13; e – экз. МГУ МС-78, A-3, обр. 15; f – экз. МГУ МС2-309, A-4, обр. 15; g – экз. МГУ МС2-348, A-5, обр. 14; h – экз. МГУ МС-84, A-6, обр. 15;

i – *L. tuberculatus* sp. nov., экз. МГУ МС-66, RV, самка, обр. №20;

j–p – *L. karpinskyi*: j – экз. МГУ МС2-291, RV, самка, обр. 10; k – экз. МГУ МС2-265, RV, A-1, обр. 27; l – экз. МГУ МС2-25, RV, A-2, обр. 8; m – экз. МГУ МС2-22, RV, A-3, обр. 8; n – экз. МГУ МС2-77, RV, A-4, обр. 9; o – экз. МГУ МС2-217, LV, A-5, обр. 22; p – экз. МГУ МС2-214, LV, A-6, обр. 22;

q–x – *L. acrolophos*, RV: q – экз. МГУ МС2-317, самец, обр. 13; r – экз. МГУ МС-86, Ad, самка, обр. 15; s – экз. МГУ МС2-380, A-1, обр. 13; t – экз. МГУ МС-88, A-2, обр. 15; u – экз. МГУ МС2-326, A-3, обр. 15; v – экз. МГУ МС2-404, A-4, обр. 13; w – экз. МГУ МС2-410, A-5, обр. 13; x – экз. МГУ МС2-406, A-6, обр. 13.

Материал происходит из разреза Михайловцемент (Рязанская область), где изучались средне- и позднекелловейские представители; и Михайловский рудник (Курская область), откуда происходят раннекелловейские представители.

Из раннекелловейского века Михайловского рудника изучено 535 экземпляров остракод, среди которых были определены виды: *L. tuberculatus* sp. nov. (215 экз.), *L. karpinskyi* (47 экз.), *L. interrupta* (52 экз.), *L. ex gr. scabra* (195 экз.) и *Lophocythere «mosaicum»* (26 экз.).

В средне-позднекелловейском веке разреза Михайловцемент в общей сложности было исследовано 4470 экземпляров, среди которых: по материалу, отобранному в 2005 году, были определены виды: *L. karpinskyi* (51 экз.), *L. bucki* (201 экз.), *L. acrolophos* (71 экз.) и *L. tuberculatus* sp. nov. (1 экз.) (Фототаблица I) (Shugurova, Tesakova, 2019). И в материале, отобранном в 2017 году, были определены: *L. karpinskyi* (311 экз.), *L. bucki* (3108 экз.) и *L. acrolophos* (727 экз.) (неопубл. данные).

Раковина у всех изученных *Lophocythere* характеризуется ярко выраженной скульптурой в виде шипов и\или ребер, разделяющуюся на мезо- и макроскульптуру. Элементы макроскульптуры закладываются на самых ранних возрастных стадиях и хорошо различимы на раковинах всех возрастов. Элементы мезоскульптуры представлены шипами разных размеров.

Отпечаток аддуктора представляет собой вертикальный ряд из четырех удлиненных пятен; верхнее самое мелкое, треугольно-округлой формы, два следующих пятна овальные, нижнее крупнее и более округлое. Расположенный перед аддуктором мандибулярный отпечаток состоит из двух округлых пятен, верхнее более овальной формы и крупнее нижнего. Порово-канальная зона широкая, хорошо развита на обоих концах.

3.3.1. *Lophocythere karpinskyi* (Mandelstam in Lyubimova, 1955)

Представители *L. karpinskyi* из нижнего келловоя изучены из Михайловского рудника (Курская область), средне – верхнекелловейские и нижнеоксфордские экземпляры происходят из разреза Михайловцемент (Рязанская область).

Морфология раковины. Раковина среднего размера, умеренно выпуклая, линзовидной формы при виде с дорсальной стороны, с уплощенными ПК и ЗК. Левая створка больше правой и охватывает ее по переднеспинному и заднеспинному углам. Наибольшая длина раковины приходится на середину высоты створки, наибольшая высота расположена в передней трети створки (на уровне переднего замочного ушка), наибольшая толщина – в заднебрюшной части раковины. Спинной край прямой, на левой створке осложнен крупными замочными ушками; с передним концом сопрягается плавно, а в задний конец переходит через уступ. Брюшной край прямой, слабо конвергирует к заднему концу, вогнут в передней трети. Передний конец высокий, округло-дугообразный, слабо скошен в верхней части. Задний конец треугольной формы, практически симметричный, чуть более скошен с верхней стороны. Глазной бугорок имеется.

На обоих замочных ушках левых створок развиты фестончатые короткие гребни. Поры редкие, простые, есть ситовидные (Фототаблица I (j–p) и Рисунок 28).

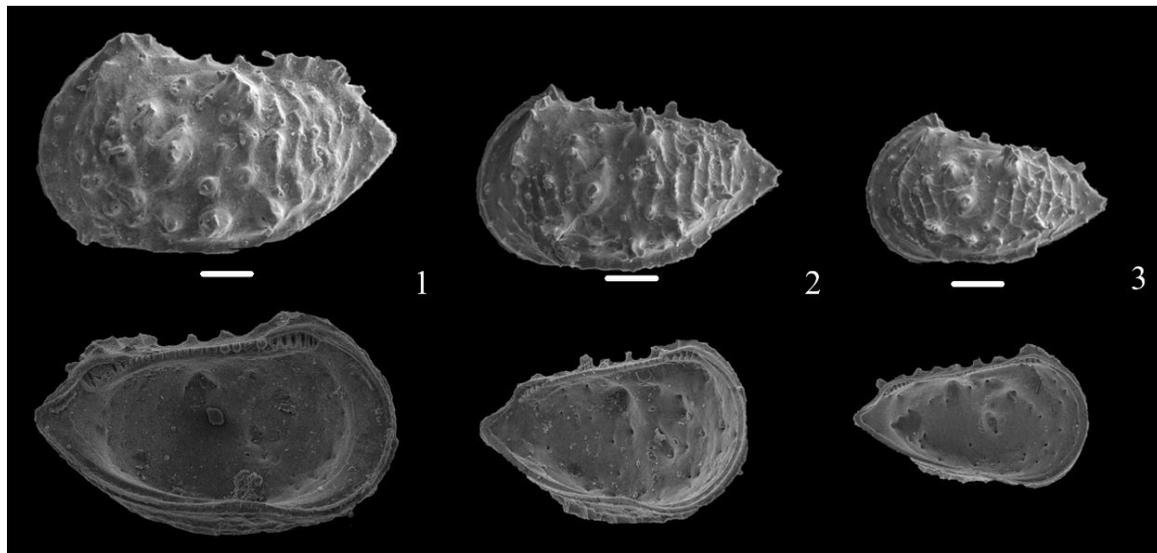


Рисунок 28. Створки раковин *Lophocythere karpinskyi* из разреза Михайловцемент, СЭМ-фото, LV, обр. 8, средняя часть среднего келловея. Верхний ряд – вид снаружи, нижний – изнутри, масштабная линейка 100 μm . 1 – экз. MC2-16, самка; 2 – экз. MC2-20, А-3; 3 – экз. MC2-24, А-4.

Замок трехчленный, гемимеродонтного типа. На правых створках взрослых особей (и самок, и самцов) представлен краевыми зубами и срединным желобком (Рисунок 28 и 31). Передний и задний зубы состоят из шести продолговатых, расширяющихся кверху, двувершинных зубчиков. Зубная формула – $6[5+11]6$. Желобок расширен в передней части, с пятью округлыми крупными ямками; в задней части желобок узкий, осложнен 11 мелкими отдельными ямками.

К макроскульптуре относятся два продольных ребра, расположенных на брюшной стороне параллельно брюшному краю. Нижнее – гребневидное, тонкое, нерасчлененное, а верхнее более крупное и состоит из пяти отдельных уплощенных крупных шипов, часто осложненных фестонами. Оба ребра протягиваются через всю брюшную поверхность, но не пересекают концов

раковины. Еще одно субвертикальное гребневидное фестончатое ребро наблюдается в передней трети раковины, берет начало на глазном бугорке, пересекает передний конец и достигает середины высоты раковины.

Три наиболее крупных шипа, округлых в основании и с фестончатыми вершинами, расположены в передней половине раковины: верхний из которых – вблизи середины спинного края, центральный – непосредственно перед мускульными отпечатками, а третий – несколько выше и ближе к переднему краю (относительно центрального).

Мезоскульптура представлена конулями (округлыми бугорками с порой посередине). На брюшной стороне они выстраиваются в ряд между брюшными ребрами, на переднем конце – параллельно переднему краю, а на заднем конце имеют тенденцию к выстраиванию в вертикальные цепочки. На переднем и заднем концах поверхность раковины между конулями покрыта крупноячеистой сеткой с тонкими гранями. Конули находятся на пересечении некоторых граней.

Вдоль краев часто сохраняется узкая кайма, на которой располагаются шипы.

Изменчивость. Макроскульптура – стабильный признак. Количество конулей в задней части раковины может варьировать, фестоны над замочными ушками различаются степенью выраженности у разных экземпляров.

Половой диморфизм проявляется в различиях формы и размеров раковин. У самок раковины мельче, короче и более выпуклые. У самцов крупнее, длиннее и менее выпуклые. У самцов ЗК почти равен по высоте ПК, в то время как у самок – ЗК отчетливо ниже переднего. Скульптура у самцов отличается большим числом конулей на заднем конце.

Морфология раковины раннекелловейских и средне-позднекелловейских представителей немного различается (Рисунок 29), хотя в целом набор признаков совпадает. На раковинах взрослых особей из раннекелловейского века отсутствует мезоскульптура в виде сетки на переднем и заднем концах (в позднекелловейском веке она есть). Конули остракод из нижнего келловья в поперечном сечении приближаются к эллипсу, в то время как верхнекелловейские – более округлые. Шипы макроскульптуры у остракод из раннекелловейского

века имеют более округлую форму, в отличие от более уплощенных из позднекелловейского века.

В замке раковины у более молодых представителей желобок утолщен в передней половине, в то время как у раннекелловейских представителей желобок строго выдержан по ширине.

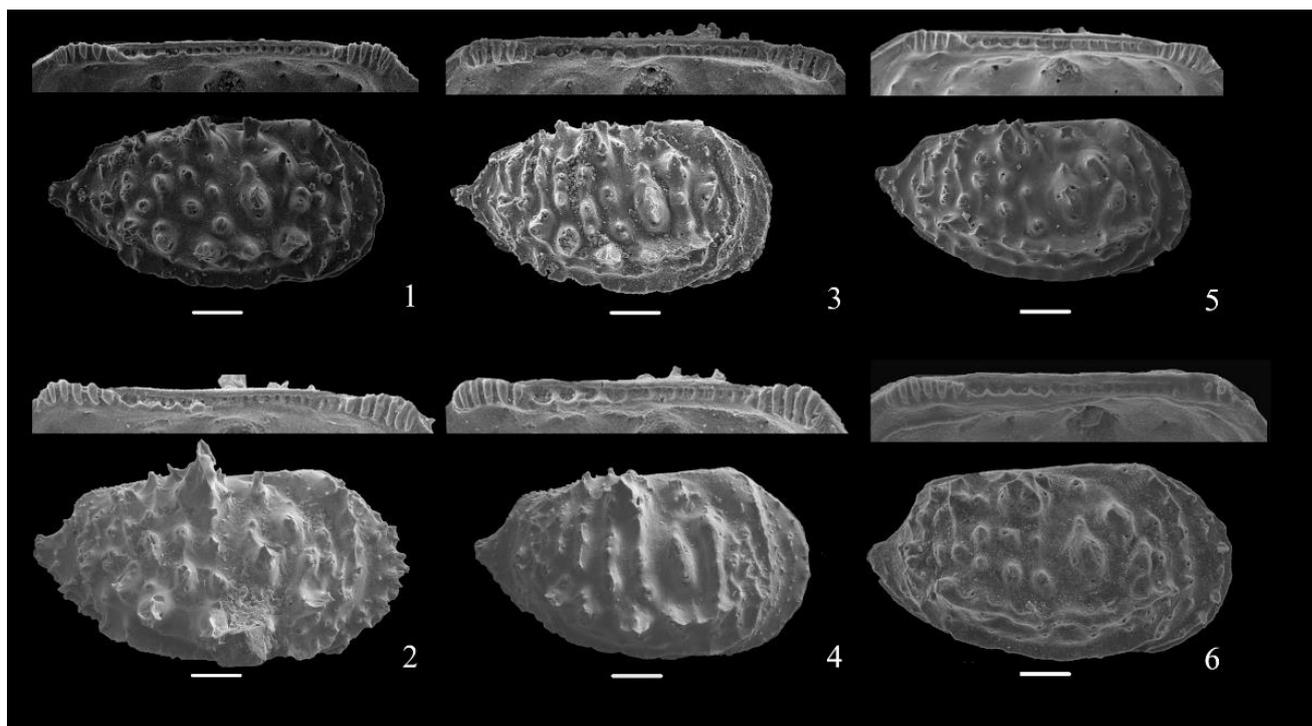


Рисунок 29. Сравнение *Lophocythere*, СЭМ-фото. Верхний ряд – раннекелловейские представители (из разреза Михайловский рудник, Курская обл.); нижний ряд – позднекелловейские (из разреза Михайловцемент, Рязанская обл.). Все экземпляры – RV взрослых самок. Для каждого экз. приведены изображения: створка снаружи и замочный край; масштабная линейка 100 μm . 1 – *L. karpinskyi* Cl₁ – экз. КМА-G2-1; 2 – *L. karpinskyi* Cl₃ – экз. МГУ МС2-291; 3 – *L. bucki* Cl₁ – экз. КО2-1-66; 4 – *L. bucki* Cl₃ – экз. МГУ МС2-304; 5 – *L. tuberculatus* sp. nov. Cl₁ – экз. КМА-G5-140; 6 – *L. tuberculatus* sp. nov. Cl₃ – экз. МГУ МС-66.

Онтогенез. Форма раковины. Возрастная изменчивость проявляется в увеличении размеров раковин, изменяется отношение длины к высоте (Рисунок 30).

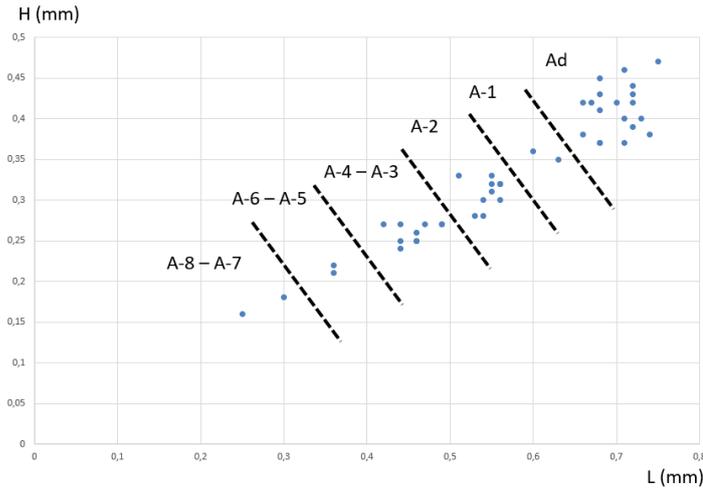


Рисунок 30. Соотношение длины (L) и высоты (H) раковины в мм у изученных экземпляров *Lophocythere karpinskyi*.

Замок. В онтогенезе строение переднего и заднего зубов не меняется, они состоят из шести зубчиков, с возрастом увеличиваются только в размерах (Рисунок 31).

Стадии онтогенеза	<i>L. karpinskyi</i>
Adult	
A-1	
A-2	
A-3	
A-4	
A-5	
A-6	

Рисунок 31. Схема развития замка *Lophocythere karpinskyi* в онтогенезе.

Срединный желобок до стадии А-4 мелко насечен, состоит из примерно 20 округлых ямок. На стадии А-3 в передней половине раковины начинают

обособляться пять ямко-групп, состоящих из пар ямок. В задней части желобка 11 мелких ямок. На стадиях А-2 и А-1 в передней половине желобка уже отчетливо видны пять крупных ямок, состоящих из слившихся пар. У взрослых самок и самцов строение желобка не меняется, этот элемент только увеличивается в размерах.

Скульптура. Макроскульптура закладывается на самых ранних возрастных стадиях и хорошо различима на раковинах всех возрастов (Рисунок 28 и Фототаблица I (j–p)). На стадиях А-6 и А-5 макроскульптура представлена брюшным ребром, которое пока прерывистое и состоит из шипов на гребневидном основании. На глазном бугорке ребро тонкое, остальные ребра с фестончатыми вершинами. Фестоны над замочными ушками представлены мелкими гребешками. Со стадии А-4 шипы макроскульптуры заметно увеличиваются в размерах, становятся толще, а ребро на глазном бугорке становится отчетливым, опускается ниже. Далее, вплоть до взрослой стадии, элементы макроскульптуры лишь увеличиваются в размерах.

Мезоскульптура в онтогенезе представлена крупноячеистой косой сеткой (ретикулумом), в ее узлах расположены крупные редкие конулы. На А-6 и А-5 стадиях ячейки крупные, их грани тонкие, на ПК и ЗК раковины в узлах выделяются несколько мелких бугорков. На стадиях А-4 – А-2 количество мелких бугорков увеличивается, что особенно заметно на переднем и заднем концах. На стадиях А-2 и А-1 еще видна сетка в переднем и заднем секторе. У взрослых представителей межреберные бугорки увеличиваются, становятся крупными конулами, которые выстраиваются в ряды. Крупноячеистая сетка на ПК и ЗК раковины исчезает у взрослых остракод раннекелловейского века, но сохраняется у таковых в позднекелловейском веке.

3.3.2. *Lophocythere bucki* Lutze, 1960

Представители *L. bucki* из раннекелловейского века изучены из Михайловского рудника (Курская область), верхнекелловейские и

нижнеоксфордские экземпляры происходят из разреза Михайловцемент (Рязанская область).

Морфология раковины. Раковина среднего размера, умеренно выпуклая, линзовидной формы при виде с дорсальной стороны, с уплощенными ПК и ЗК. Левая створка больше правой и охватывает ее по переднеспинному и заднеспинному углам. Наибольшая длина раковины приходится на середину высоты створки, наибольшая высота расположена в передней трети створки (на уровне переднего замочного ушка), наибольшая толщина – в заднебрюшной части раковины. Спинной край прямой, на левой створке осложнен мелкими замочными ушками; с передним концом сопрягается плавно, а в задний конец переходит через уступ. Брюшной край прямой, слабо конвергирует к заднему концу, вогнут в передней трети. Передний конец высокий, округло дугообразный, слабо скошен в верхней части. Задний конец треугольной формы, практически симметричный, чуть более скошен с верхней стороны. Глазной бугорок имеется. На обеих замочных ушках левых створок развиты фестончатые короткие гребни. Поры редкие, простые, есть ситовидные (Фототаблица I (j–p) и Рисунок 32).

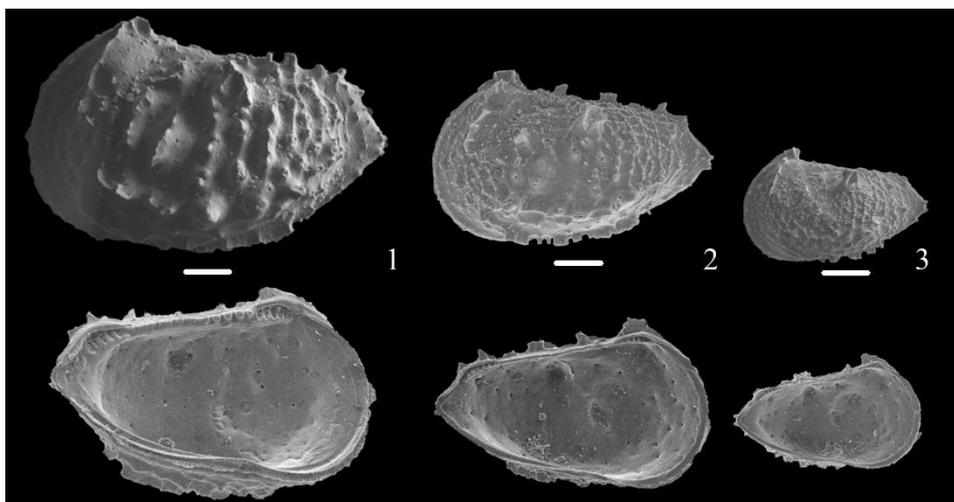


Рисунок 32. Створки раковин *Lophocythere bucki* (Михайловцемент, Рязанская обл.), средняя часть верхнего келловея, СЭМ-фото, RV. Верхний ряд – вид снаружи, нижний – изнутри, масштабная линейка 100 μm . 1 – экз. MC2-313, Ad., самка, обр. 15; 2 – экз. MC2-429, A-2, обр. 13; 3 – экз. MC2-351, A-4, обр. 14.

Замок трехчленный, гемимеродонтного типа. На правых створках взрослых особей (и самок, и самцов) представлен краевыми зубами и срединным желобком (Рисунок 32 и 34). Передний и задний зубы состоят из шести продолговатых, расширяющихся кверху, двувёршинных зубчиков. Зубная формула – $6[5+14]6$. Желобок расширен в передней части, с четырьмя округлыми крупными ямками; в задней части желобок узкий, осложнен 14 мелкими отдельными ямками.

К макроскульптуре относятся два продольных ребра, расположенных на брюшной стороне параллельно брюшному краю. Нижнее – гребневидное, тонкое, нерасчлененное, а верхнее более крупное и состоит из пяти отдельных уплощенных крупных шипов, первые два тяготеют к слиянию. Оба ребра протягиваются через всю брюшную поверхность, но не пересекают концов раковины. Еще одно субвертикальное тонкое гребневидное фестончатое ребро наблюдается в передней трети раковины, берет начало на глазном бугорке, пересекает передний конец и достигает середины высоты раковины. За ним параллельно идут три крупных уплощенных ребрышка, эллипсовидные в основании и с фестончатыми вершинами, расположены в передней половине раковины: первое из которых – вблизи середины спинного края, следующее – непосредственно перед мускульными отпечатками, третье, самое длинное, почти доходит до брюшного ребра, располагается несколько выше и ближе к переднему краю (относительно центрального).

Мезоскульптура представлена конулями. На брюшной стороне они выстраиваются в ряд между брюшными ребрами, на переднем конце – параллельно переднему краю, а на заднем конце имеют тенденцию к выстраиванию в вертикальные цепочки. На переднем и заднем концах поверхность раковины между конулями покрыта мелкочаеистой сеткой с тонкими гранями. Конули находятся на пересечении некоторых граней.

Вдоль краев часто сохраняется узкая кайма, на которой располагаются мелкие шипы.

Изменчивость. Макроскульптура – стабильный признак. Количество конулей в задней части раковины может варьировать, фестоны над замочными ушками различаются степенью выраженности у разных экземпляров.

Половой диморфизм проявляется в различиях формы и размеров раковин. У самок раковины мельче, короче и более выпуклые. У самцов крупнее, длиннее и менее выпуклые. У самцов ЗК почти равен по высоте ПК, в то время как у самок – ЗК отчетливо ниже переднего. Скульптура у самцов отличается большим числом конулей на заднем конце.

Морфология раковины раннекелловейских и средне-позднекелловейских представителей немного различается, хотя в целом набор признаков совпадает. На раковинах взрослых особей из раннекелловейского века отсутствует мезоскульптура в виде сетки на переднем и заднем концах (в позднекелловейском веке она есть) (Рисунок 29).

Онтогенез. *Форма раковины.* Возрастная изменчивость проявляется в увеличении размеров раковин, изменяется отношение длины к высоте (Рисунок 33).

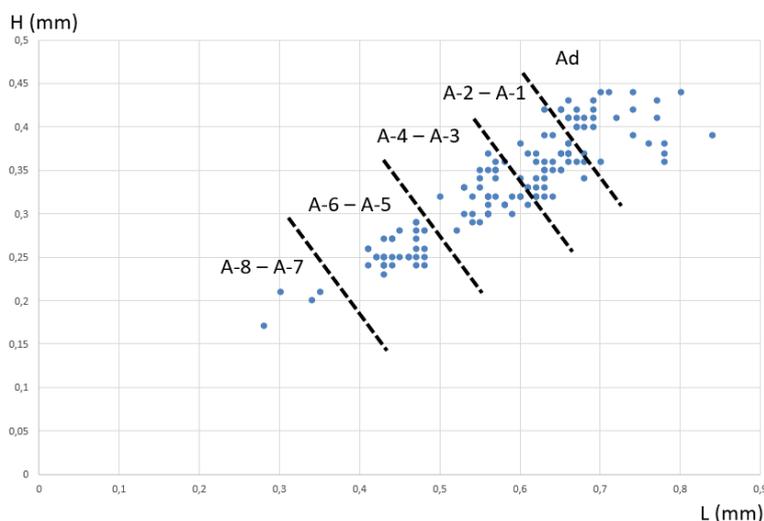


Рисунок 33. Соотношение длины (L) и высоты (H) раковины в мм у изученных экземпляров *Lophocythere bucki*.

Замок. В онтогенезе строение переднего и заднего зубов замка не меняется: они состоят из шести зубчиков и с возрастом увеличиваются только в размерах (Рисунок 34).

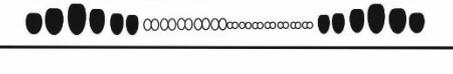
Стадии онтогенеза	<i>L. bucki</i>
Adult	
A-1	
A-2	
A-3	
A-4	
A-5	
A-6	

Рисунок 34. Схема развития замка *Lophocythere bucki* в онтогенезе.

Срединный желобок до стадии А-4 мелко насечен, состоит из примерно 20 округлых ямок. На стадии А-3 в передней половине раковины начинают обособляться пять ямко-групп, состоящих из пар ямок. В задней части желобка 14 мелких ямок. На стадиях А-2 и А-1 в передней половине желобка уже отчетливо видны четыре крупных ямки, состоящих из слившихся пар. У взрослых самок и самцов строение желобка не меняется, этот элемент только увеличивается в размерах.

Скульптура. Макроскульптура закладывается на самых ранних возрастных стадиях и хорошо различима на раковинах всех возрастов (Рисунок 32 и Фототаблица I (а-н)). На стадиях А-6 и А-5 макроскульптура представлена брюшным ребром, которое пока прерывистое и состоит из уплощенных шипов на гребневидном основании. На глазном бугорке ребро тонкое, остальные ребра с фестончатыми вершинами. Фестоны над замочными ушками представлены мелкими гребешками. Со стадии А-4 ребрышки макроскульптуры заметно увеличиваются в размерах, становятся толще, а ребро на глазном бугорке

становится отчетливым, опускается ниже. Далее, вплоть до взрослой стадии, элементы макроскульптуры увеличиваются в размерах и образуют более толстые ребра.

Мезоскульптура в онтогенезе представлена мелкочаеистой кривой сеткой (ретикулумом), в ее узлах расположены мелкие, частые конулы. На А-6 и А-5 стадиях ячейки мелкие, их грани тонкие, усеивают всю поверхность створки между элементами макроскульптуры. На стадиях А-4 – А-1 количество мелких бугорков увеличивается, что особенно заметно на переднем и заднем концах. На стадии А-1 еще видна сетка в переднем и заднем секторах. У взрослых представителей ребрышки увеличиваются и выстраиваются в ряды. Мелкочаеистая сетка на ПК и ЗК раковины исчезает у взрослых остракод раннекембрийского века, но сохраняется у таковых из позднекембрийского века.

3.3.3. *Lophocythere tuberculatus* sp. nov.

Представители *L. tuberculatus* sp. nov. из раннекембрийского века изучены из Михайловского рудника (Курская область), средне – верхнекембрийские экземпляры происходят из разреза Михайловцемент (Рязанская область).

Морфология раковины. Раковина среднего размера, умеренно выпуклая, линзовидной формы при виде с дорсальной стороны, с уплощенными ПК и ЗК. Левая створка больше правой и охватывает ее по переднеспинному и заднеспинному углам. Наибольшая длина раковины приходится на середину высоты створки, наибольшая высота расположена в передней трети створки (на уровне переднего замочного ушка), наибольшая толщина – в заднебрюшной части раковины. Спинной край прямой, на левой створке осложнен крупными замочными ушками; с передним концом сопрягается плавно, а в задний конец переходит через уступ. Брюшной край прямой, слабо конвергирует к заднему концу, вогнут в передней трети. Передний конец высокий, округло-дугобразный, слабо скошен в верхней части. Задний конец треугольной формы, практически симметричный, чуть более скошен с верхней стороны. Глазной бугорок имеется.

На обоих замочных ушках левых створок развиты фестончатые короткие гребни. Поры редкие, простые, есть ситовидные (Фототаблица I (i) и Рисунок 35).

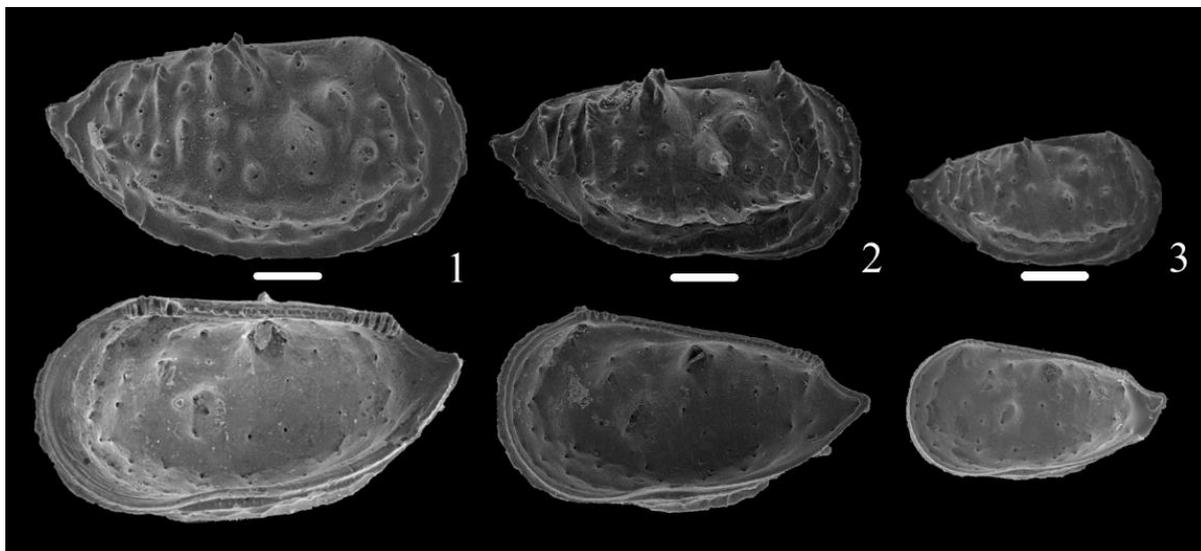


Рисунок 35. Створки раковин *Lophocythere tuberculatus* sp. nov. (Михайловский рудник, Курская обл.), нижний келловей, СЭМ-фото, RV. Верхний ряд – вид снаружи, нижний – изнутри, масштабная линейка 100 μ m. 1 – экз. КМА-G6-9, Ad., самка; 2 – экз. КМА-G3-42, A-2; 3 – экз. КМА-G5-31, A-4.

Замок трехчленный, гемимеродонтного типа. На правых створках взрослых особей (и самок, и самцов) представлен краевыми зубами и срединным желобком (Рисунок 35 и 37). Передний и задний зубы состоят из шести продолговатых, расширяющихся кверху, двуворшинных зубчиков. Зубная формула – $6[4+11\sim 13]6$. Желобок расширен в передней части, с четырьмя округлыми крупными ямками (из пары слившихся ямок); в задней части желобок узкий, осложнен 11-13 мелкими отдельными ямками.

К макроскульптуре относится два продольных ребра, расположенных на брюшной стороне параллельно брюшному краю. Нижнее – гребневидное, тонкое, нерасчлененное, а верхнее более крупное, монолитное. Оба ребра протягиваются через всю брюшную поверхность, но не пересекают концов раковины. Еще одно субвертикальное тонкое гребневидное фестончатое ребро наблюдается в передней трети раковины, берет начало на глазном бугорке, пересекает передний конец и

достигает середины высоты раковины, пересекая второе брюшное ребро. За ним параллельно идут три крупных шипа, эллипсоидные в основании и с фестончатыми вершинами, расположены в передней половине раковины: первый из которых – вблизи середины спинного края, следующий – непосредственно перед мускульными отпечатками, третий, самый крупный, располагается несколько выше и ближе к переднему краю (относительно центрального).

Мезоскульптура представлена крупными округлыми конулями. На брюшной стороне они выстраиваются в ряд между брюшными ребрами, на переднем конце – параллельно переднему краю, а на заднем конце имеют тенденцию к выстраиванию в вертикальные цепочки и слиянию. На переднем и заднем концах поверхность раковины между конулями покрыта крупноячеистой сеткой с тонкими гранями. Конули находятся на пересечении некоторых граней.

Вдоль краев часто сохраняется узкая кайма, на которой располагаются шипы.

Изменчивость. Толщина брюшного ребра, размеры шипов и конулей, степень слияния цепочки конулей в ряды на заднем конце раковины могут различаться. Половой диморфизм проявляется в различиях формы и размеров раковин. У самок раковины короче, более выпуклые. У самцов крупнее, за счет чего вся скульптура у них может быть более массивной.

Морфология раковины раннекелловейских и позднекелловейских представителей немного различается, хотя в целом набор признаков совпадает. На раковинах взрослых особей из позднего келловейского конули больше тяготеют к слиянию в ребра (у верхнекелловейского представителя менее) (Рисунок 29).

Онтогенез. *Форма раковины.* Возрастная изменчивость проявляется в увеличении размеров раковин, изменяется отношение длины к высоте (Рисунок 36).

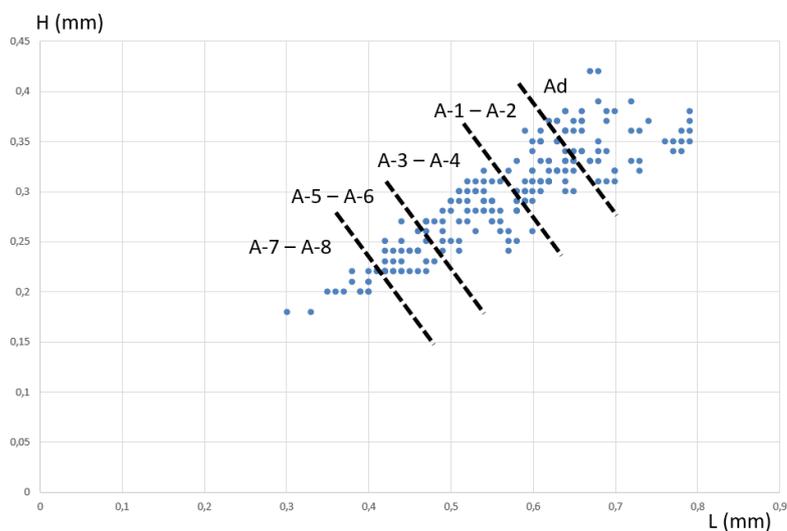


Рисунок 36. Соотношение длины (L) и высоты (H) раковины в мм у изученных экземпляров *Lophocythere tuberculatus* sp. nov. (из раннекембрийского века).

Замок. В онтогенезе замка меняется строение как срединного желобка, так и переднего и заднего зубов (Рисунок 37).

Стадии онтогенеза	<i>L. tuberculatus</i> sp. nov.
Adult	
A-1	
A-2	
A-3	
A-4	

Рисунок 37. Схема развития замка *Lophocythere tuberculatus* sp. nov. в онтогенезе.

На стадиях A-4 – A-2 передний зуб состоит из четырех, а задний из пяти зубчиков, срединный желобок мелко насечен, состоит из примерно 20 округлых

ямок. На стадии А-1 передний и задний зубы состоят из шести зубчиков и их количество не изменяется до взрослой стадии, в передней половине желобка отчетливо видны четыре крупных ямки, состоящих из слившихся пар. У взрослых самок и самцов строение желобка не меняется, этот элемент только увеличивается в размерах (Рисунок 37 и Фототаблица I (i)).

Скульптура. Макроскульптура закладывается на самых ранних возрастных стадиях и хорошо различима на раковинах всех возрастов (Рисунок 35). На ранних стадиях представлена тремя монолитными ребрами с фестончатыми вершинами: два брюшных и одно, спускающееся с глазного бугорка. Основание трех крупных шипов с фестончатой вершиной на ранних стадиях более округлое. Далее, вплоть до взрослой стадии, элементы макроскульптуры увеличиваются в размерах, ребра становятся более толстые, а шипы становятся более гребневидными.

Мезоскульптура в онтогенезе представлена крупноячеистой косой сеткой (ретикулумом), в ее узлах расположены крупные редкие конулы. С возрастом грани сетки сглаживаются. У взрослых представителей конулы увеличиваются в размерах и выстраиваются в ряды.

3.3.4. *Lophocythere ex gr. scabra* Triebel, 1951

Представители *L. ex gr. scabra* из раннекембрийского века изучены из Михайловского рудника (Курская область).

Морфология раковины. Раковина среднего размера, умеренно выпуклая, линзовидной формы при виде с дорсальной стороны, с уплощенными ПК и ЗК. Левая створка больше правой и охватывает ее по переднеспинному и заднеспинному углам. Наибольшая длина раковины приходится на середину высоты створки, наибольшая высота расположена в передней трети створки (на уровне переднего замочного ушка), наибольшая толщина – в заднебрюшной части раковины. Спинной край прямой, на левой створке осложнен крупными замочными ушками; с передним концом сопрягается плавно, а в задний конец переходит через уступ. Брюшной край прямой, слабо конвергирует к заднему

концу, вогнут в передней трети. Передний конец высокий, округло-дугобразный, слабо скошен в верхней части. Задний конец треугольной формы, практически симметричный, чуть более скошен с верхней стороны. Глазной бугорок имеется. На обоих замочных ушках левых створок развиты фестончатые гребни, которые протягиваются по спинному краю раковины. Поры редкие, простые, есть ситовидные (Рисунок 38).

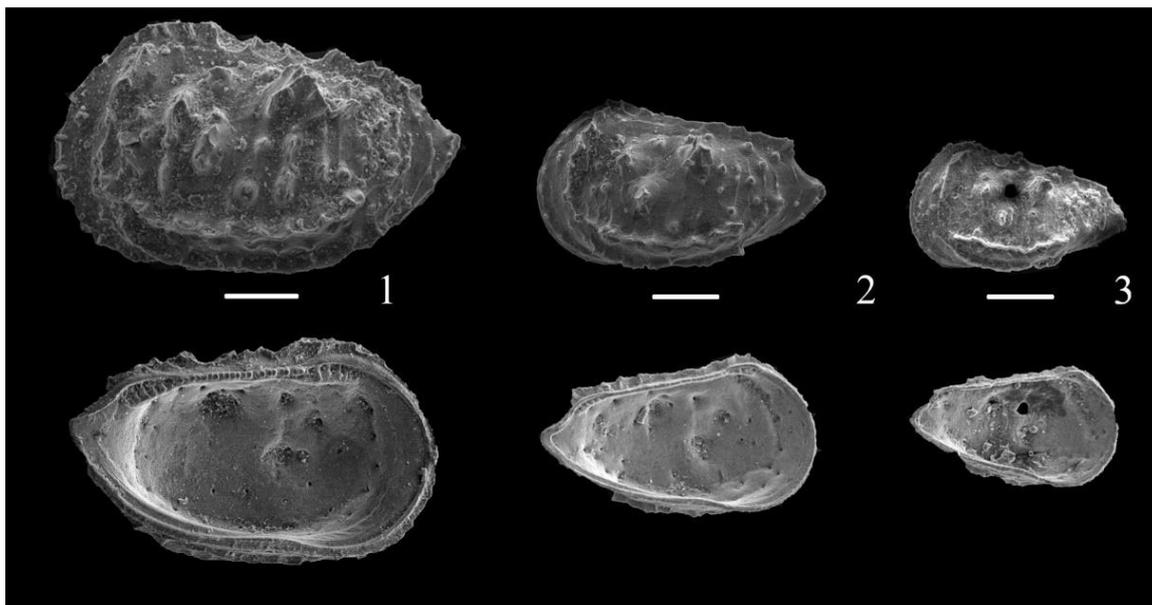


Рисунок 38. Створки раковин *Lophocythere ex gr. scabra* из разреза Михайловский рудник, СЭМ-фото, LV. Верхний ряд – вид снаружи, нижний – изнутри, масштабная линейка 100 μ m. 1 – экз. КМА-31, Ad., самка; 2 – экз. КМА-41, A-2; 3 – экз. КМА-36, A-5.

Замок трехчленный, гемимеродонтного типа. На правых створках взрослых особей (и самок, и самцов) представлен краевыми зубами и срединным желобком (Рисунок 38). Передний и задний зубы состоят из шести продолговатых, расширяющихся кверху, двувершинных зубчиков. Зубная формула – $6[4+12\sim 14]6$. Желобок равномерной ширины, состоит из четырех округлых мелких ямок в передней и 12-14 в задней половине.

К макроскульптуре относятся два продольных ребра, расположенных на брюшной стороне параллельно брюшному краю. Нижнее – гребневидное, тонкое,

нерасчлененное, а верхнее монолитное, более крупное и толстое, с фестончатой вершиной. Оба ребра протягиваются через всю брюшную поверхность, но не пересекают концов раковины. Еще одно субвертикальное гребневидное фестончатое ребро наблюдается в передней трети раковины, берет начало на глазном бугорке, пересекает передний конец и достигает середины высоты раковины, пересекается со вторым брюшным ребром.

Три наиболее крупных уплощенных шипа, эллипсовидных в основании и с фестончатыми вершинами, расположены в передней половине раковины: верхний из которых – вблизи середины спинного края, центральный – непосредственно перед мускульными отпечатками, а третий – несколько выше и ближе к переднему краю (относительно центрального).

Мезоскульптура представлена крупными конулями. На брюшной стороне они выстраиваются в ряд между брюшными ребрами, на переднем конце – параллельно переднему краю, а на заднем конце имеют тенденцию к выстраиванию в вертикальные цепочки, которые частично сливаются. На переднем и заднем концах поверхность раковины между конулями покрыта крупноячеистой сеткой с тонкими гранями. Конули находятся на пересечении некоторых граней.

Изменчивость. Макроскульптура – стабильный признак. Толщина ребер и количество конулей в задней части раковины может варьировать.

Половой диморфизм проявляется в различиях формы и размеров раковин. У самок раковины мельче, короче и более выпуклые. У самцов крупнее, длиннее и менее выпуклые.

Онтогенез. *Форма раковины.* Возрастная изменчивость проявляется в увеличении размеров раковин, изменяется отношение длины к высоте (Рисунок 39).

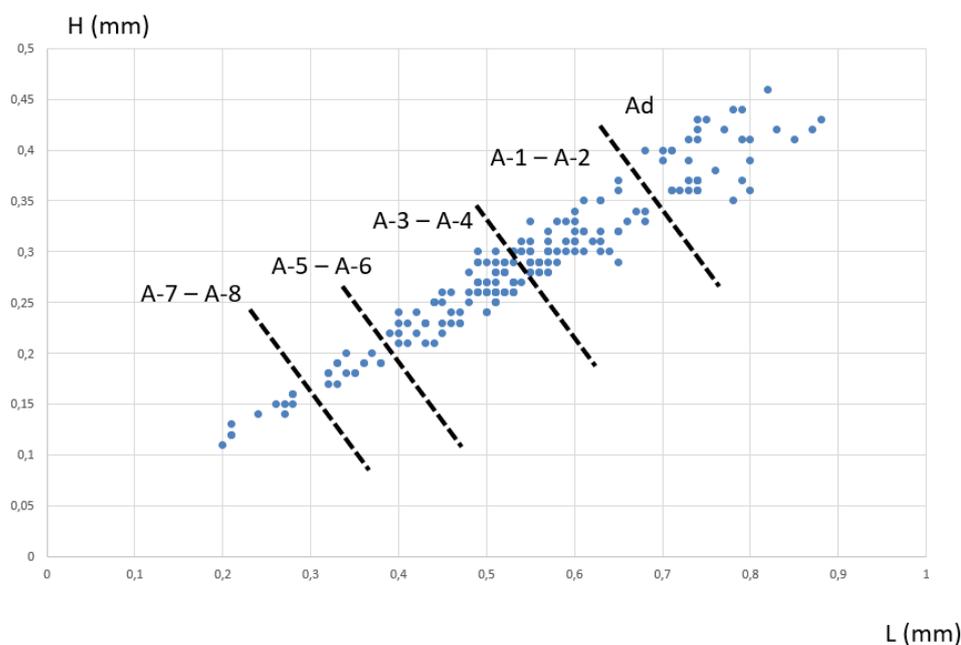


Рисунок 39. Соотношение длины (L) и высоты (H) раковины в мм у изученных экземпляров *Lophocythere ex gr. scabra*.

Макроскульптура закладывается на самых ранних возрастных стадиях и хорошо различима на раковинах всех возрастов.

3.3.5. *Lophocythere acrolophos* Whatley, Ballent, et Armitage, 2001

Верхнекелловейские и нижнеоксфордские экземпляры *L. acrolophos* происходят из разреза Михайловцемент (Рязанская область).

Морфология раковины. Раковина среднего размера, умеренно выпуклая, линзовидной формы при виде с дорсальной стороны, с уплощенными ПК и ЗК. Левая створка больше правой и охватывает ее по переднеспинному и заднеспинному углам. Наибольшая длина раковины приходится на середину высоты створки, наибольшая высота расположена в передней трети створки (на уровне переднего замочного ушка), наибольшая толщина – в заднебрюшной части раковины. Спинной край прямой, на левой створке осложнен тонким гребешком; с передним концом сопрягается плавно, а в задний конец переходит через уступ. Брюшной край прямой, слабо конвергирует к заднему концу, вогнут в передней

трети. Передний конец высокий, округло-дугообразный, слабо скошен в верхней части. Задний конец треугольной формы, с округлой вершиной, практически симметричный, чуть более скошен с верхней стороны. Глазной бугорок имеется. Поры редкие, простые, есть ситовидные (Фототаблица I (q-x) и Рисунок 40).

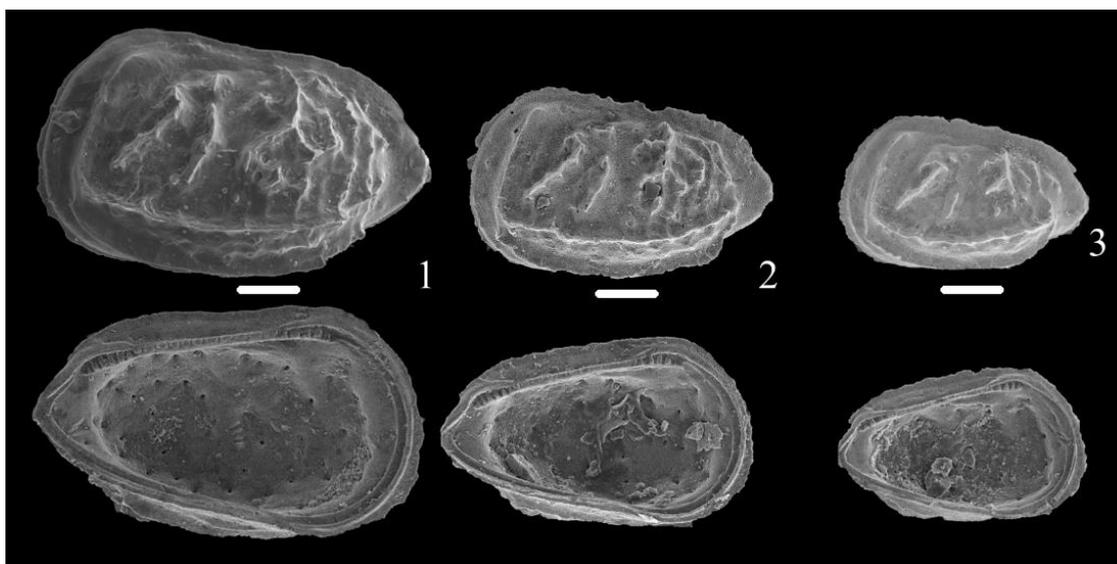


Рисунок 40. Створки раковин *Lophocythere acrolorphos* из разреза Михайловцемент, СЭМ-фото, LV. Верхний ряд – вид снаружи, нижний – изнутри, масштабная линейка 100 μm . 1 – экз. MC2-115, Ad., самка, обр. 13; 2 – экз. MC2-408, A-2, обр. 13; 3 – экз. MC2-403, A-4, обр. 13.

Замок трехчленный, гемимеродонтного типа. На правых створках взрослых особей представлен краевыми зубами и срединным желобком (Рисунок 40 и 42). Передний и задний зубы состоят из семи продолговатых, расширяющихся кверху, двувершинных зубчиков. Зубная формула у самцов $7[4+20]7$, у самок $7[10+1]7$. Строение желобка отличается у разных полов. У самцов он расширен в передней части, с четырьмя округлыми крупными ямками; в задней части узкий, состоит из более чем 20 мелких отдельных ямок. У самок желобок шире, состоит из десяти крупных ямок по всей длине, у заднего конца одна маленькая ямка.

Вдоль краев часто сохраняется узкая кайма, на которой располагаются ребрышки.

У *L. acrolophos* скульптура резко отличается от всех вышеописанных видов: она представлена сплошными ребрами. Макроскульптура представлена двумя крупными тонкими брюшными ребрами. Оба ребра протягиваются через всю брюшную поверхность, но не пересекают концов раковины. Еще одно субвертикальное гребневидное фестончатое ребро наблюдается в передней трети раковины, берет начало на глазном бугорке, пересекает передний конец и достигает середины высоты раковины и пересекает верхнее брюшное ребро. Три других наиболее крупных ребрышка расположены в передней половине раковины: верхнее из которых – вблизи середины спинного края, центральное – непосредственно перед мускульными отпечатками, а третье – несколько выше и ближе к переднему краю (относительно центрального), в нижней части образует вилочку.

Мезоскульптура представлена крупноячеистой сеткой и ребрышками разной выраженности с конулями.

Изменчивость. Макроскульптура – стабильный признак. Толщина ребер и ребрышек может варьировать.

Половой диморфизм проявляется в различиях формы и размеров раковин. У самок раковины мельче, короче и более выпуклые. У самцов крупнее, длиннее и менее выпуклые. У самцов ЗК почти равен по высоте ПК, в то время как у самок – ЗК отчетливо ниже переднего.

Онтогенез. *Форма раковины.* Возрастная изменчивость проявляется в увеличении размеров раковин, изменяется отношение длины к высоте (Рисунок 41).

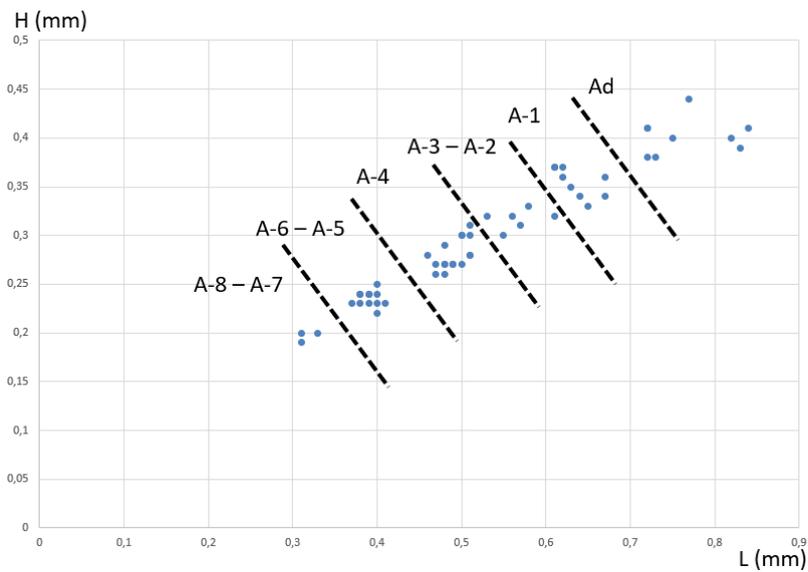


Рисунок 41. Соотношение длины (L) и высоты (H) раковины в мм у изученных экземпляров *Lophocythere acrolophos*.

Замок. Строение замка несколько раз изменяется в онтогенезе (Рисунок 42).

Стадии онтогенеза	<i>L. acrolophos</i>
Adult ♀	
Adult ♂	
A-1 ♀	
A-2 ♀	
A-1 ♂	
A-2 ♂	
A-3	
A-4	
A-5	
A-6	
A-7	

Рисунок 42. Схема развития замка *Lophocythere acrolophos* в онтогенезе.

На стадиях А-7 – А-5 краевые зубы состоят из четырех зубчиков, а желобок мелко насечен на более чем 20 округлых ямок. С А-4 по А-3 стадии передний зуб

состоит из пяти, а задний шести зубчиков, строение желобка не меняется. На стадиях А-2 – А-1 передний и задний зубы состоят из шести зубчиков. А строение желобка у самок и самцов начинает различаться. У самцов ямки группируются только в передней половине (первые четыре пары ямок), дальше ямки округлые и мелкие. У самок ямки группируются в пары по всей длине желобка, кроме последней одиночной ямки. У взрослых особей количество зубчиков достигает семи. А желобки самок и самцов, без изменения конфигурации, увеличиваются в размерах.

Скульптура. Макроскульптура закладывается на самых ранних стадиях онтогенеза и хорошо различима на раковинах всех возрастов (Рисунок 40 и Фототаблица I (q-x)). На стадиях А-6 – А-4 стадии представлена двумя сплошными брюшными ребрами, ребро с глазного бугорка спускается вниз и пересекается с брюшным. В центре раковины намечаются три будущих ребрышка: в передней половине – короткое, в центре – самое короткое. На стадиях А-3 – А-2 ребрышки удлиняются и на А-1 – достигают брюшного ребра.

Мезоскульптура в онтогенезе представлена крупноячейстой косой сеткой (ретикулумом). На стадиях А-6 – А-5 состоит из слабо выраженной крупноячейстой сетки с тонкими стенками и отдельными редкими бугорками в узлах. На стадиях А-4 – А-3 сетка становится отчетливее, бугорки крупнее. Начиная с А-2 – грани сетки увеличиваются и укрупняются, количество бугорков уменьшается. На стадии А-1 сетка с низкими стенками различается на заднем, переднем и брюшном (между ребрами) концах. У взрослых представителей остаются только вертикальные ребра сетки, они занимают все пространство между макроскульптурой, и скульптура раковины становится отчетливо ребристой.

3.3.6. *Lophocythere interrupta* Triebel, 1951

Представители *L. interrupta* из раннекембрийского века изучены из Михайловского рудника (Курская область).

Морфология раковины. Раковина среднего размера, умеренно выпуклая, линзовидной формы, уплощенная с сагиттальной плоскости и на переднем и заднем концах. Створки почти одинакового размера и не обхватывают друг друга. Наибольшая длина раковины приходится на середину высоты створки, наибольшая высота приходится в плоскости переднего замочного ушка. Спинной край раковины возвышается над замочными ушками и прогибается в центре, на ПК спускается плавно, а на ЗК – более круто. Раковина чуть расширяется в задней части. Брюшной край вогнут посередине (если смотреть на створку изнутри). Передний конец высокий, округло-дугобразный, скошен в верхней части. В задней части угол более острый, а кончик раковины почти треугольной формы с округлой вершиной. Есть глазной бугорок на поверхности створки. Поры редкие, есть простые, ситовидные, открывающиеся на вершинах конулей (Рисунок 43).



Рисунок 43. Створки раковин *Lophocythere interrupta* из разреза Михайловский рудник, СЭМ-фото, LV. Верхний ряд – вид снаружи, нижний – изнутри, масштабная линейка 100 μm . Все экземпляры из образца КМА-8. 1 – экз. КМА2-107, Ad., самка; 2 – экз. КМА2-133, A-1; 3 – экз. Kursk-8, A-4; 4 – экз. КМА3-14, A-6.

Замок трехчленный, гемимеродонтного типа. На правых створках взрослых особей представлен срединным желобком и зубами. Передний и зуб состоит из

шести продолговатых, расширяющихся кверху, двувершинных зубчиков, задний – из семи. Желобок равномерный, у самок с семью продолговатыми крупными ямками (образовавшимися из двух слившихся более мелких) в передней половине и примерно десятью мелкими округлыми в задней, зубная формула $6[7+10]7$. У самцов отличается желобок, ямки в котором, хоть и образуются из пар слившихся более мелких, но почти одинакового размера по всей длине желобка – зубная формула $6[4+\text{более } 20]7$ (Рисунок 43 и 45).

К макроскульптуре относятся два крупных брюшных ребра, которые протягиваются через весь брюшной край, прогибаются по центру, но не доходят до концов раковины. Верхнее пересекается почти перпендикулярно с еще одним крупным ребром, которое спускается с глазного бугорка. В центре раковины находятся еще три крупных ребра, которые искривляются и не доходят до брюшного ребра.

Мезоскульптура состоит из крупноячеистой ярко выраженной сетки с высокими стенками. Сетка покрывает всю поверхность створки, на гранях пересечения образуются ребрышки, на которых находятся редкие конули.

Изменчивость. Макроскульптура внутри вида – стабильный признак. Размеры ячеек сетки, толщин ребер и ребрышек может варьировать.

Половой диморфизм проявляется в различиях формы и размеров раковин. У самок раковины короче и более выпуклые. У самцов крупнее и длиннее, за счет чего скульптура у них может быть более массивной. Отличается строение желобка у разных полов: у самок ямко-группы в передней половине крупнее и многочисленнее (семь штук), у самцов ямко-групп четыре, все ямки мельче.

Онтогенез. *Форма раковины.* Возрастная изменчивость проявляется в увеличении размеров раковин, изменяется отношение длины к высоте (Рисунок 44).

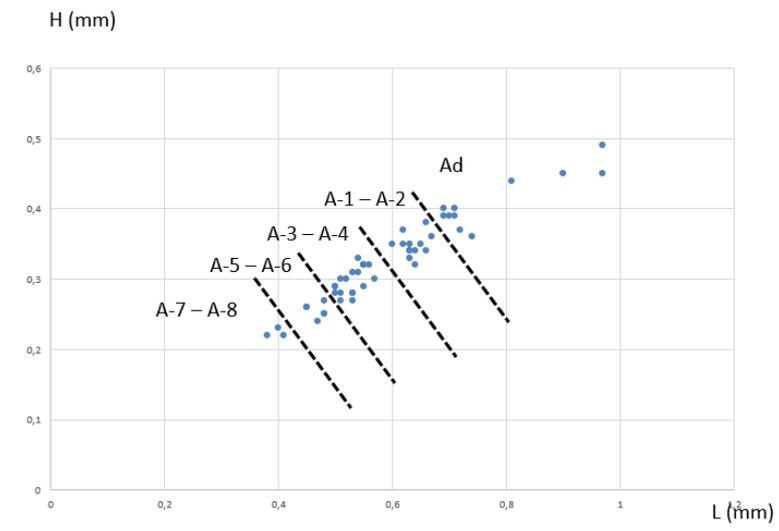


Рисунок 44. Соотношение длины (L) и высоты (H) раковины в мм у изученных экземпляров *Lophocythere interrupta*.

Замок. На стадиях А-3 – А-7 передний зуб состоит из пяти, а задний из шести зубчиков, а желобок мелко насечен на более чем 20 округлых ямок. На стадиях А-1 – А-2 краевые зубы состоят из шести зубчиков, строение желобка не меняется. У взрослых представителей передний зуб состоит из шести, а задний из семи зубчиков. Желобок у самок в передней половине состоит из семи ямко-групп (из слившихся пар ямок), а задняя половина из мелких ямок. А желобок самцов более равномерный по толщине, в передней половине состоит из четырех мелких ямко-групп, остальная часть из мелких ямок (Рисунок 45).

Стадии онтогенеза	<i>L. interrupta</i>
Adult ♀	
Adult ♂	
A-1	
A-2	
A-3	
A-7	

Рисунок 45. Схема развития замка *Lophocythere interrupta* в онтогенезе.

Макроскульптура закладывается на самых ранних возрастных стадиях и хорошо различима на раковинах всех возрастов. Сетка мезоскульптуры ярко выражена на всех стадиях, с возрастом толщина граней увеличивается.

3.3.7. *Lophocythere «mosaicum»* (с мозаичным сочетанием признаков)

В нижнем келловее, помимо хорошо различимых таксонов *L. tuberculatus* sp. nov., *L. interrupta*, *L. karpinskyi*, *L. ex gr. scabra*, встречаются створки лофоцитер (всего 26 экз.), которые не удалось отнести ни к одному описанному виду, в их морфологии признаки сочетаются мозаично. К сожалению, по большей части это створки взрослых представителей, так что развитие признаков в онтогенезе неизвестно.

Скульптура у одной из форм *Lophocythere* sp. nov. (с признаками *L. ex gr. scabra*, *L. bucki* и *L. karpinskyi*) (Рисунок 46, 1) сочетает в себе крупные шипы (как у *L. karpinskyi*), но при этом они тяготеют к слиянию (как у *L. ex gr. scabra* и *L. bucki*), а брюшное ребро монолитное только в передней половине раковины (как у *L. bucki*).

Скульптура у других *Lophocythere* sp. nov. (с признаками *L. ex gr. scabra* и *L. tuberculatus* sp. nov.) (Рисунок 46, 2) с монолитным брюшным ребром, как у *L. ex gr. scabra* и *L. tuberculatus* sp. nov., но макроскульптура – из отдельных шипов, сливающихся в ряды, как у *L. ex gr. scabra* (а не округлых конулей, как у *L. tuberculatus* sp. nov. из верхнего келловоя).

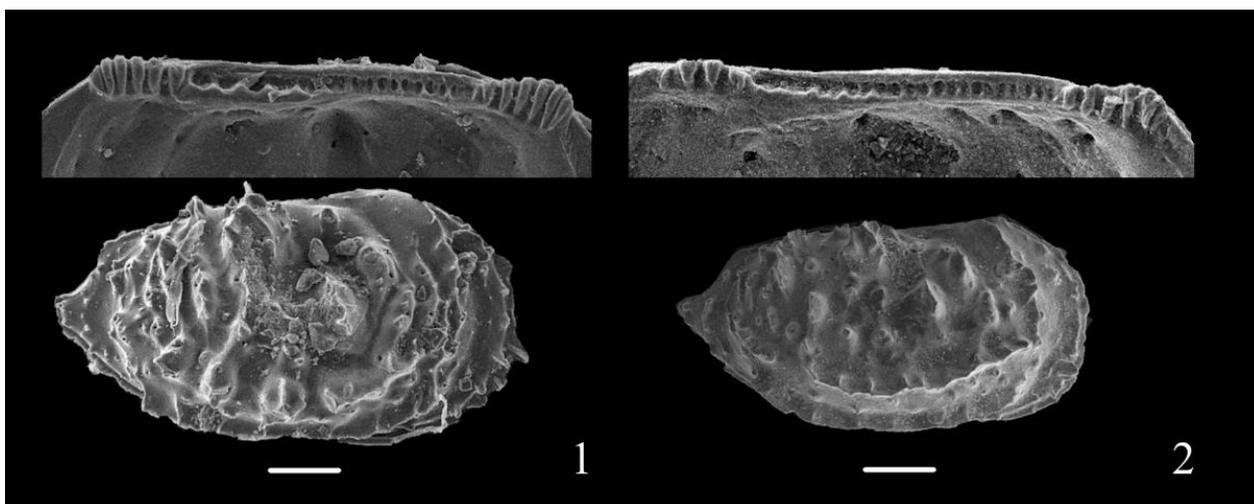


Рисунок 46. Раннекембрийские *Lophocythere* с мозаичным сочетанием признаков из разреза Михайловский рудник, Курская область. Нижнее фото – створка снаружи, верхнее – замочный край; RV, Ad.; масштабная линейка 100 μm . 1 – *Lophocythere* sp. nov. (переходная форма между *L. ex gr. scabra*, *L. bucki* и *L. karpinskyi*) – экз. КО2-100, самка. 2 – *Lophocythere* sp. nov. (переходная форма между *L. ex gr. scabra* и *L. tuberculatus* sp. nov.) – экз. КМА2-1-87, самец.

Кроме того, строение замка у раннекембрийских взрослых особей вида *L. tuberculatus* sp. nov. очень изменчиво, и встречаются различные зубные формулы (Рисунок 47).

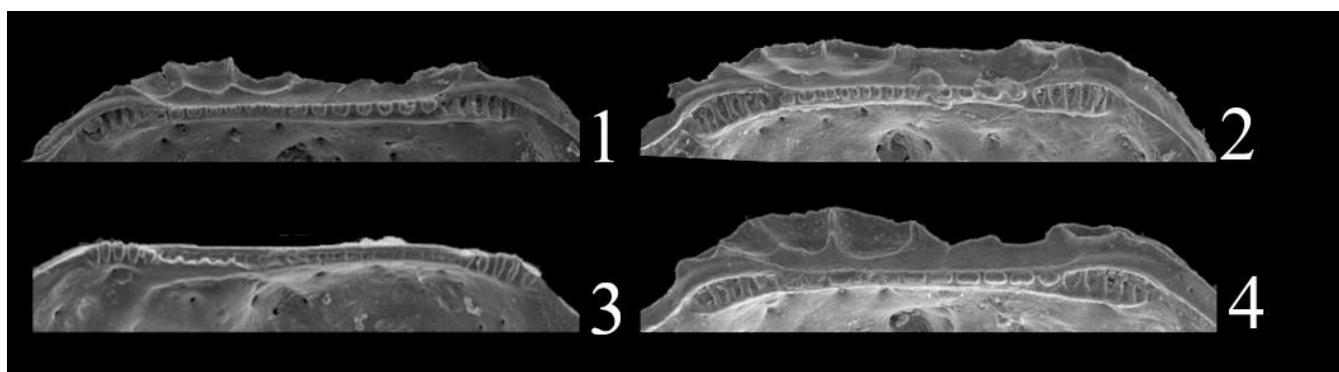


Рисунок 47. Изменчивость строения замка раковины раннекембрийских *Lophocythere tuberculatus* sp. nov. (Михайловский рудник, Курская обл.), Ad. СЭМ-

фото спинного края с разными зубными формулами: 1 – $6[6:10:2]6$, экз. Kursk-22, LV, самка; 2 – $6[4:14]6$, экз. КМА-G5-140, LV, самка; 3 – $5[4:14]5$, экз. КМА-G5-114, RV, самец; 4 – $6[11:0]6$, экз. КМА-G5-113, LV, самка.

У самок это: $6[3:20]6$; $6[4:14]6$; $6[4:15]6$; $6[4:20]6$; $6[6:11]6$; $6[6:10:2]6$; $6[8:4]6$; $6[11:0]6$; $6[4:14]6$. У самцов: $6[4:>20]6$; $6[5:14]6$; $6[6:10:2]6$; $6[9:4]6$; $6[11:0]6$ (с продолговатыми зубчиками в желобке, вместо округлых парных); $6[13:0]6$. Встречена даже aberrantная форма с зубной формулой $5[4:14]5$. У экземпляра из верхнего келловея зубная формула – $6[11-13]6$.

ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ. Микроэволюционные изменения у изученных остракод

Отложения в изученных разрезах (Сокурская скважина, Михайловский рудник и Михайловцемент) накапливались в условиях периодического изменения глубины, гидродинамики и соотношения тетических и бореальных водных масс, различающихся по температуре и солености, что приводило к изменению палеосообществ (Преображенская, 1961; Сазонова, Сазонов, 1967; Глинских, Костылева, 2013; Mitta et al., 2014 и др.). Анализ распространения остракод по разрезам (по систематическому составу комплексов, видам-индексам конкретных палеообстановок, смене доминантов, соотношению численности и разнообразия, размерным кластерам и др.) позволил детально реконструировать менявшиеся палеообстановки и выявить в разрезах уровни, на которых происходили эти изменения (Тесакова и др., 2009; Tesakova, 2013a; Шурупова, Тесакова, 2016; Tesakova, Shurupova, 2018; Степанов и др., 2019).

То, что у изученных видов рода *Lophocythere*, развивавшихся на протяжении всего келловейского века (3,5 млн лет), не произошло кардинальных изменений морфологии скелета (замок раковины, макроскульптура, размеры раковины) свидетельствует о филетической эволюции, которая не зависела от менявшихся палеообстановок. Проявление ювенильного признака (ретикулум на ПК и ЗК) на раковинах взрослых представителей *L. karpinskyi* и *L. bucki* наблюдается при переходе от нижнего келловейя к среднему. По этому признаку произошла гетерохрония (педоморфоз). Также гетерохрония по мезоскульптуре зафиксирована у видов из позднебайосского-раннебатского веков (изученный интервал длительностью 870 000 лет) *Palaeocytheridea (Palaeocytheridea) kalandadzei* и *Camptocythere (Camptocythere) lateres*.

Эволюционная пластичность мезоскульптуры раковины (в отличие от консервативной макроскульптуры) у разных видов современных и вымерших остракод описывалась неоднократно (Schornikov, Tsareva, 2002), что получило подтверждение еще раз на изученном материале.

4.1. Эволюция скульптуры раковины *Camptocythere (C.) lateres*

В результате изучения остракод вида *Camptocythere (C.) lateres* из Сокурской скважины выявлены эволюционно стабильные (консервативные) и эволюционно пластичные признаки. Строение замка раковины – консервативный признак, его онтогенез стабилен на протяжении всего изученного интервала. А скульптура раковины – пластичный признак.

Ее развитие в онтогенезе идет от скульптурного типа I, через переходный тип II к типу III (см. главу Результаты 3.1), т.е. в онтогенезе скульптура усложняется. Эволюционные изменения в филогенезе вида *C. (C.) lateres* идут по пути пераморфоза, т.е. со временем ювенильные признаки (преобладание отдельных ямок или ямок, собранных в ряды) все меньше проявляются на раковинах взрослых особей (Рисунок 22) (Shurupova, Tesakova, 2017).

Эволюция онтогенеза скульптуры раковины. На раковинах взрослых представителей из всего изученного интервала времени (в каждом изученном образце) присутствуют три скульптурных типа, но их процентное соотношение изменяется во времени (вверх по разрезу). В Таблице 2 приведены измерения самых ярких представителей.

Sculptural type	Total area (in μm)	%
I	6465,5	50,50%
II	364,5	2,80%
III	6035,6	46,70%

№	Sculptural type	Area (in μm)
1	III	563,608
2	III	447,842
3	III	1004,156
4	III	857,274
5	III	401,329
6	III	263,278
7	III	366,121
8	III	793,068
9	III	657,718
10	III	307,122
11	III	374,046
12-14	II	364,488
15	I	228,021
16	I	194,382
17	I	308,821
18	I	237,838
19	I	310,713
20	I	285,532
21	I	323,134
22	I	799,877
23	I	445,902
24	I	104,46
25	I	330,557
26	I	178,5
27	I	188,058
28	I	284,416
29	I	302,707
30	I	253,623
31	I	188,252
32	I	120,472
33	I	466,506
34	I	394,747
35	I	131,404
36	I	120,617
37	I	146,332
38	I	120,601
Total		12865,522

Sculptural type	Total area (in μm)	%
I	2593,9	19,00%
II	8302,6	62,00%
III	2558,2	19,00%

№	Sculptural type	Area (in μm)
1	II	816,231
2	II	275,459
3	II	929,317
4	II	493,349
5	II	502,096
6	II	593,88
7	II	427,007
8	II	406,318
9	II	403,043
10	II	503,254
11	II	421,655
12	II	250,469
13	II	313,416
14	II	538,509
15	II	542,37
16	I	166,926
17	I	230,964
18	I	169,482
19	I	197,467
20	I	155,37
21	I	113,645
22	I	43,03
23	I	218,876
24	I	232,416
25	I	119,756
26	I	178,056
27	I	159,577
28	I	101,104
29	I	107,361
30	I	116,574
31	I	56,343
32	I	226,997
33	III	215,441
34	III	405,879
35	III	398,49
36	III	282,581
37	III	446,046
38	III	322,962
39	III	486,799
40	II	310,473
41	II	253,265
42	II	322,522
Total		13454,775

Sculptural type	Total area (in μm)	%
I	1742	17,00%
II	2601	25,00%
III	5952,5	58,00%

№	Sculptural type	Area (in μm)
1	III	683,484
2	III	539,646
3	III	436,861
4	III	717,223
5	III	332,831
6	III	164,452
7	III	310,433
8	III	545,846
9	III	340,427
10	III	388,514
11	III	517,085
12	III	416,626
13	III	185,649
14	III	373,452
15	II	750,453
16	II	245,152
17	II	264,402
18	II	189,198
19	II	737,501
20	II	238,497
21	II	175,835
22	I	171,182
23	I	206,869
24	I	229,981
25	I	323,883
26	I	129,296
27	I	226,8
28	I	95,265
29	I	43,001
30	I	206,782
31	I	109,05
Total		10295,676

Таблица 2. Измерение площади ямок различных скульптурных типов (I – III) в программе ImageJ для трех экземпляров *Camptocythere (C.) lateres*, представленных на Рисунке 22 (Shurupova, Tesakova, 2017).

В нижней части разреза, в интервале А1 (глубина 50,7 – 50,3 м) встречаются экземпляры с преобладанием скульптурного типа I, например: тип I – 50,5%, тип II – 2,8%, тип III – 46,7% (Таблица 2 а; Рисунок 48). В интервале А2 (глубина 47,6 – 42,3 м) появляются экземпляры с преобладающим скульптурным типом II, например: тип I – 19%, тип II – 62%, тип III – 19% (Таблица 2 б). Интервал А3 (глубина 38,8 – 12,5 м) характеризуется экземплярами с преобладанием скульптурного типа III, например: тип I – 17%, тип II – 25%, тип III – 58% (Таблица 2 с).

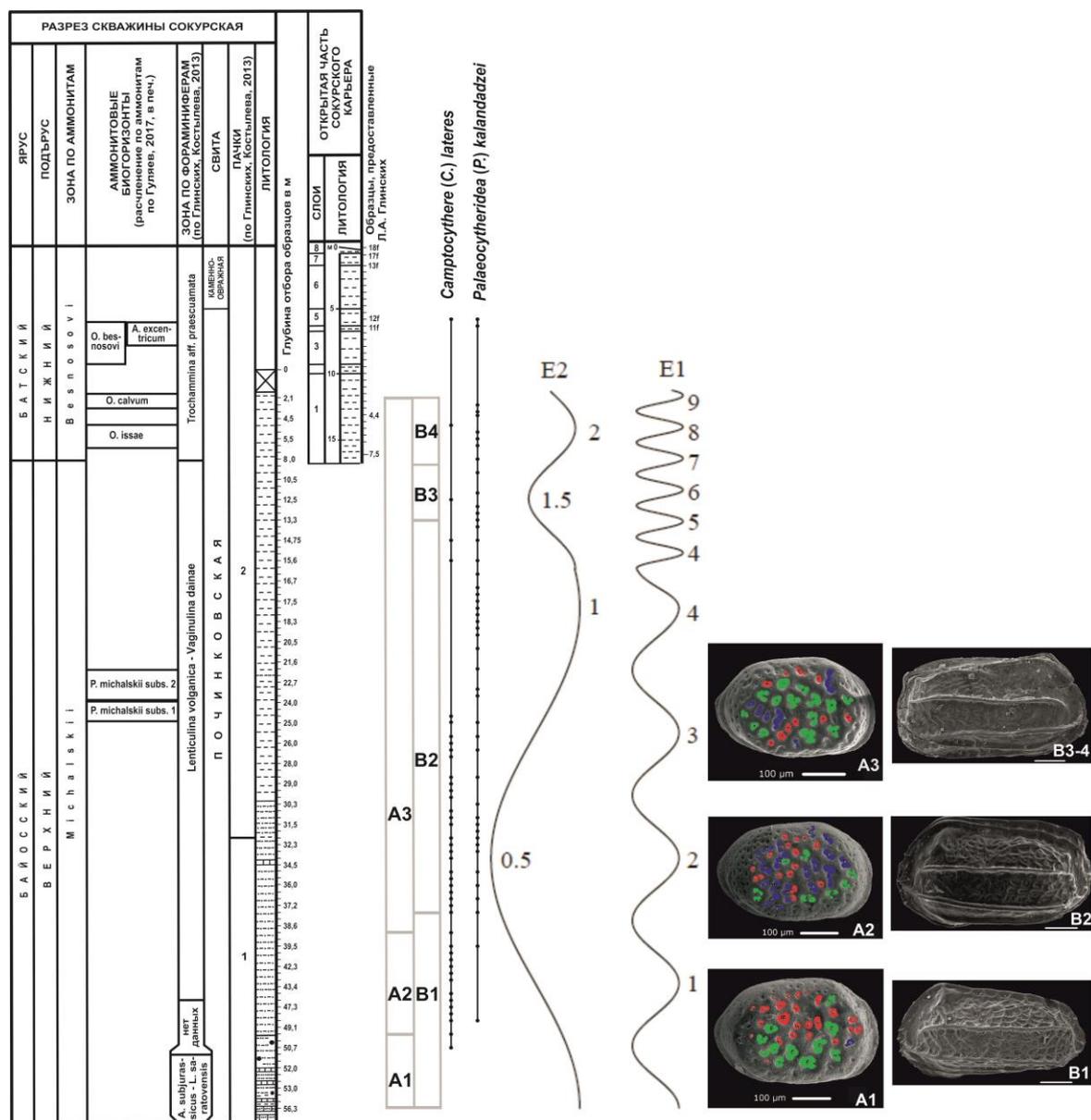


Рисунок 48. Распространение *C. (C.) lateres* и *P. (P.) kalandadzei* по разрезу

Сокурской скважины (Саратовская область) (по Shurupova, Tesakova, 2017 с изменениями). Точками отмечены образцы с разной глубины, содержащие раковины изученных видов. Результаты циклостратиграфического анализа приводятся по данным Гужикова А.Ю. и Суринского А.М. (Дзюба и др., 2017): E1 – цикл малого эксцентриситета; E2 – цикл большого эксцентриситета. Серыми линиями отмечены уровни, где зафиксированы первые представители с гетерохрониями. СЭМ-фото представителей с преобладанием скульптурных типов (см. Рисунок 22, 27): I – экз. MSU S-57 (A1), II – экз. MSU S-68 (A2), III – экз. MSU Sokur-Ya-012 (A3); PK5 – экз. 372–Sokur-8 (B1), PK4 – экз. Sokur-165 (B2), PK3 – экз. Sokur-166 (B3), PK2 – экз. S-125 (B4).

Темпы эволюции скульптуры. Согласно петромагнитным данным в разрезе Сокурской скважины выявлены циклы Миланковича – девять циклов малого (E1 ~ 100 000 лет) и два большого эксцентриситетов (E2 ~ 400 000 лет). По петромагнитным данным определена продолжительность формирования отложений разреза: по E2 это ~ 813,8 тысяч лет, а по E1 ~ 867,2 тысяч лет (см. главу Материалы и методы и Рисунок 48).

В соответствии с чем длительность осадконакопления интервала A1 отвечает примерно 60 000 лет. Интервал A2 оценивается примерно в 80 000 лет, а A3 – 730 000 лет.

Гетерохрония (переход от скульптурного типа I к типу II) зафиксирована на глубине 50,3 м (соответствует началу второй половины первого цикла E1).

Вторая гетерохрония (переход к преобладанию типа III) наблюдается на уровне 38,8 м, что соответствует концу первой половины второго цикла E1. До конца разреза (примерно 710 000 лет) скульптура взрослых представителей стабильна.

Выявленные изменения морфологии раковины происходят не из-за изменений палеоэкологических условий, так как уровни, где обнаружены гетерохронии, не совпадают с микрофациальными изменениями (по Глинских, Костылева, 2013), которые подтверждались сменой комплексов остракод

(Shurupova, Tesakova, 2017; Шурупова и др., 2016; Шурупова, Тесакова, 2017). Зафиксированные изменения скульптуры у взрослых представителей камптоцитер отражают филетическую эволюцию – постепенную эволюцию вида, без кладогенеза (образования новых групп). Обе гетерохронии формируются с интервалом около 80 000 лет (относительно быстро), после чего морфологический стазис по этому признаку длился около 730 000 лет. То есть наблюдается сравнительно быстрый эволюционный скачок с последующим стазисом как предполагает концепция прерывистого равновесия (по Eldredge, Gould, 1972; Gould, 1989), что проявляется в относительно быстром формировании нового комплекса признаков.

Практическое применение полученных результатов. Современные геологоразведочные и съемочные работы требуют все большей детализации биостратиграфических шкал по разным группам. Поэтому с практической точки зрения, те уровни разреза, на которых у *C. (C.) lateres* наблюдается гетерохронии, могут использоваться для детализации биостратиграфической шкалы по остракодам для юры ВЕП. На основании выявленных гетерохроний слои с *C. (C.) lateres* подразделены на три хорошо различимых интервала (см. выше, Рисунок 48) (Shurupova, Tesakova, 2017).

4.2. Эволюция скульптуры раковины *Palaeocytheridea (P.) kalandadzei*

Несколько иные темпы эволюционных изменений выявлены у вида *P. (P.) kalandadzei* из Сокурской скважины. Замок и макроскульптура также оказались эволюционно стабильными, в отличие от менявшейся мезоскульптуры.

Эволюция онтогенеза скульптуры раковины. Эволюция мезоскульптуры в течение позднебайосского – раннебатского веков идет по пути редукции, но в онтогенезе мезоскульптура изменяется от гладкой, через ямчатую к ячеистой (Рисунок 26) (Шурупова, Тесакова, 2017). Эти изменения происходят не на всей поверхности створки одновременно, а последовательно в разных ее секторах. Раньше всего ячейки развиваются в заднеспинном, заднебрюшном и брюшном

секторах. В переднеспинном и переднебрюшном в то же время присутствуют ямки; передний сектор, как правило, гладкий.

В нижней части разреза, вплоть до глубины 37,4 м (интервал В1), наблюдается скульптурный тип РК5 (см. главу Результаты) (Рисунок 27 и 48). Вверх по разрезу, до глубины 13,3 м (интервал В2), происходит «омоложение» скульптурного типа – преобладает РК4. Выше, до глубины 8,8 м (интервал В3), встречаются экземпляры со скульптурным типом РК3. В батской части разреза, выше уровня 8,8 м. (интервал В4) палеоцитеридеи характеризуются скульптурными типами РК2 и РК1.

Первая гетерохрония (переход от скульптурного типа РК5 к типу РК4) зафиксирована на глубине 37,4 м, что соответствует началу второй половины второго цикла Е1.

Вторая гетерохрония (появление представителей с типом РК3) наблюдается на уровне 13,3 м, что соответствует концу пятого цикла Е1.

Третья гетерохрония (появление представителей с РК2 и РК1) отмечена в разрезе на глубине 8,8 м, что соответствует середине второй половины седьмого цикла Е1.

В соответствии с чем длительность осадконакопления интервала В1 оценивается примерно в 100 000 лет; интервал В2 – примерно в 340 000 лет, В3 – 160 000 лет, а В4 – 210 000 лет.

История *P. (P.) kalandadzei*, наблюдавшаяся на материале из Сокурского разреза, охватывала как минимум 800 000 лет. За этот значительный промежуток времени морфология раковины – макроскульптура и замок – не менялись, но мезоскульптура претерпела три резких изменения, которые можно объяснить гетерохронными сдвигами.

Также как у *C. (C.) lateres*, эволюция *P. (P.) kalandadzei* отражает филетическую эволюцию вида, с той разницей, что гетерохронии второго происходили через длительные промежутки времени, без выраженного морфологического стазиса.

4.3. Эволюция скульптуры раковины остракод рода *Lophocythere*

Среди всех изученных лофоцитер только два вида – *L. karpinskyi* и *L. bucki* – имеют наиболее длительную геологическую историю, охватившую весь келловейский век и начало раннего оксфорда (~3,5 млн), что позволило проследить эволюцию их скульптуры. Отличия в морфологии ранних и поздних представителей этих видов (см. главу Результаты 3.3.1 и 3.3.2) свидетельствуют о наличии гетерохроний у обоих видов, произошедших в конце раннекелловейского века. Материал не позволил выявить в изученных разрезах геологические уровни с гетерохронией (из-за неполноты летописи), но показал, что эволюция мезоскульптуры раковины у этих видов шла по пути педоморфоза. Морфология раннекелловейских *L. karpinskyi* и *L. bucki* отличалась (в пределах нормы палеонтологического вида) от позднекелловейских – раннеоксфордских форм (описанные отличия – см. главу Результаты 3.3.1 и 3.3.2). У поздних форм ювенильный признак (сетка мезоскульптуры) проявлялся на раковинах взрослых представителей. Гетерохрония произошла в раннекелловейском веке, а начиная со среднекелловейского и до конца раннеоксфордского веков, морфология скульптуры находилась в стазисе, что было изучено на материале из разреза Михайловцемент.

В этом разрезе были выявлены циклы малого и большого эксцентриситетов, позволившие рассчитать время формирования отложений всего разреза: ~ 370 тыс. лет (Рисунок 49).

Вид *L. karpinskyi* встречается в отложениях, охваченных вторым, третьим и почти полным четвертым малым циклами (~280 000 лет). Эволюция скульптуры *L. bucki* изучена в интервале ~160 000 лет: примерно с середины второй половины второго малого цикла до середины первой половины четвертого. *L. acrolophos* встречается в интервале времени ~150 000 лет: с начала третьего и до первой половины четвертого циклов. За это время скульптура всех трех видов не претерпела каких-либо заметных изменений, т.е. находилась в стазисе, на фоне неоднократно менявшихся условий окружающей среды (глубины, соотношения разных водных масс, гидродинамики и др.). Можно говорить, что у лофоцитер,

существовавших в течение среднекелловейского – раннеоксфордского веков, наблюдается филетическая эволюция – длительное стабильное существование вида, без дивергенции признаков.

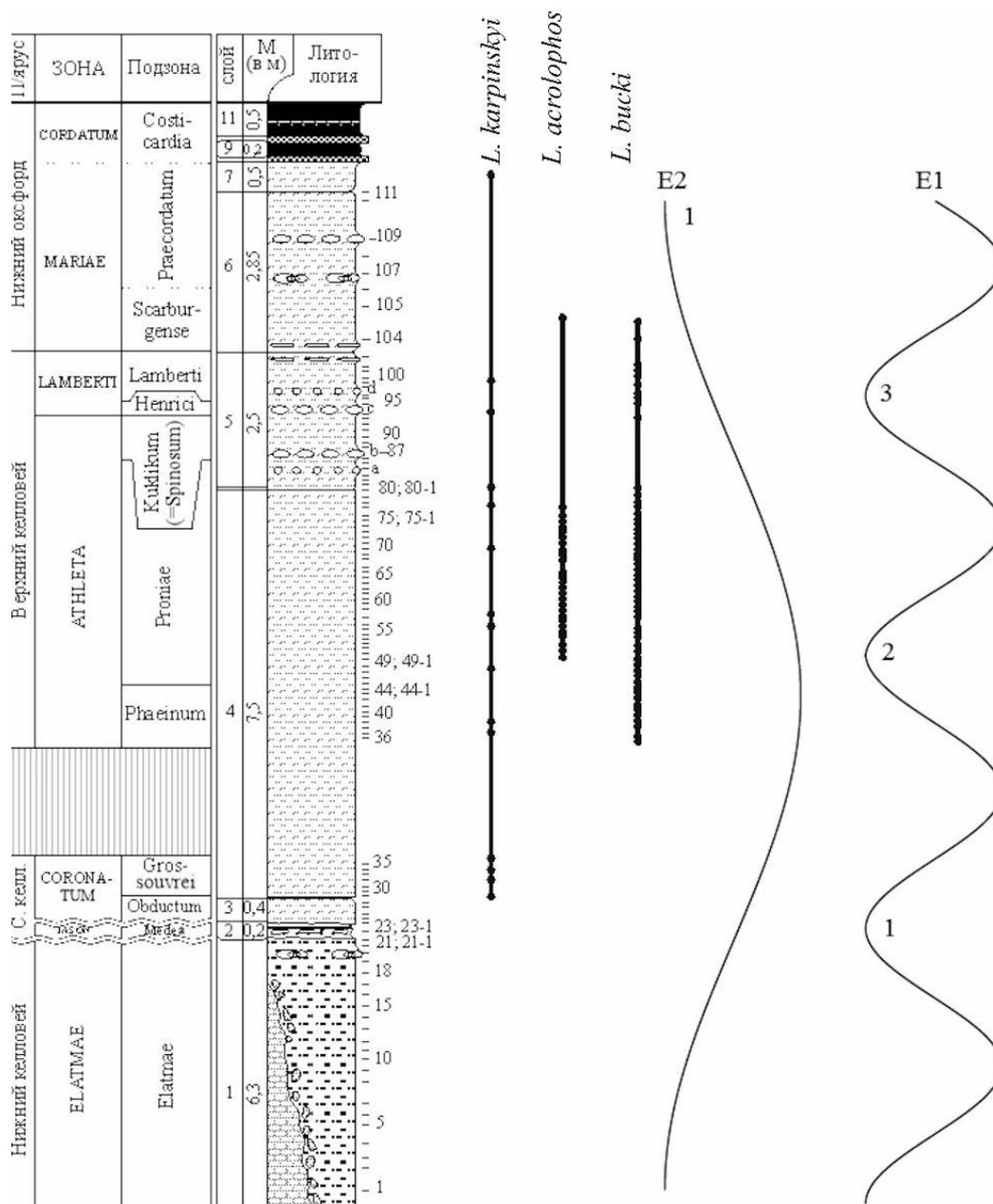


Рисунок 49. Распространение остракод рода *Lophocythere* в келловейских и нижнеоксфордских отложениях разреза Михайловцемент (Рязанская область) и результаты циклостратиграфического анализа: E1 ~ 100 000 лет; E2 ~ 400 000 лет.

Для подобного явления, наблюдающегося в палеосообществах, существует термин «координированный стазис» («coordinated stasis») – обозначающий длительный период существования видов в сообществе без заметных морфологических изменений. Затем происходит «скачок», сопровождающийся вымиранием одних групп и быстрым видообразованием внутри других (Brett, Baird, 1992; Brett et al., 1996; Марков, Коротаев, 2007). Именно на такой эволюционный стазис, прерываемый относительно быстрыми (сотни тысяч – первые миллионы лет) изменениями, что наблюдается в палеонтологической летописи, обратили внимание авторы концепции прерывистого равновесия (Eldredge, Gould, 1972; Gould, 1989).

Скульптура раковины *L. karpinskyi* и *L. bucki* очень похожа, поэтому их зачастую не различают в работах по юрским отложениям. Например, в верхнекембрийских слоях Центральной России наряду с *L. karpinskyi* (Тесакова и др., 2017, табл. 4, фиг. 3–4) присутствуют и представители *L. bucki* (Tesakova, 2003, pl. 10, fig. 5–6, 8, 10–11; Tesakova, 2008, fig. 3.6, 3.7), но все они были отнесены к *L. karpinskyi*. Также к виду *L. karpinskyi* ошибочно отнесены экземпляры *L. bucki* в публикациях Hengreen et al., 1983 (pl. 3, fig. 10) и Whatley et al., 2001 (p. 148, pl. 3, fig. 14–17).

Однако скульптура, схожая у взрослых представителей этих видов, отличается на ранних стадиях и развивается разными путями в онтогенезе (см. главу Результаты 3.3.1, 3.3.2 и Фототаблицу I). То есть это сходство – результат параллельного развития признаков. Или гомоплазия (вторичная гомология) – сходство, которое не является результатом общего происхождения, но возникает у близкородственных видов (по Hedin, 2000; Wake et al., 2011 и др.)

4.4. Этапы эволюции *Lophocythere* в Среднерусском море

Из нижнекембрийских отложений, помимо хорошо различимых таксонов *L. tuberculatus*, *L. interrupta*, *L. karpinskyi*, *L. ex gr. scabra*, изучены створки *Lophocythere* «*mosaicum*», всего 26 экз., которые не удалось отнести ни к одному из перечисленных видов, т.к. в их морфологии признаки сочетаются мозаично (см. главу Результаты 3.3.7). Скульптура одних представителей сочетает в себе

признаки *L. ex gr. scabra*, *L. bucki* и *L. karpinskyi* (Рисунок 46, 1), других – признаки *L. ex gr. scabra* и *L. tuberculatus* (Рисунок 46, 2).

Появление подобной мозаичности, по-видимому, связано со становлением рода лофоцитер в Среднерусском море, после того как они появились в бассейнах Русской плиты в раннекекловейском веке вместе с морской трансгрессией из Западной Европы. Расселение в новом палеобассейне (освоение ниш) проходило под действием дестабилизирующего отбора и сопровождалось сменой адаптивных норм, что и проявилось в мозаичном сочетании признаков.

Эффект дестабилизирующего отбора в раннем келловее также отразился в изменчивости замка у *L. tuberculatus*: встречаются разные зубные формулы (см. главу Результаты 3.3.7, Рисунок 47).

Таким образом, на первых этапах местной эволюции лофоцитер, их морфология еще очень изменчива, но к среднему – позднекекловейскому веку видовые признаки (и, соответственно, адаптивная норма) стабилизируются. В раннекекловейском веке из-за наличия множества переходных форм их видовое разнообразие было выше, что позволяет судить о кладогенезе внутри этой группы; а начиная со среднекекловейского и до конца раннеоксфордского веков наблюдается филетическая эволюция. Кроме того, представители видов многочисленны на протяжении всего изученного интервала, поэтому можно считать, что эта группа успешно освоила новый палеобассейн.

4.5. Гетерохронии и половой диморфизм у *Lophocythere*

Эволюционные преобразования организмов начинаются с изменений в онтогенезе, в частности за счет гетерохроний посредством педоморфоза или пераморфоза (Haesckel, 1866; Gould, 1977; McNamara, 2012; Ozawa, 2013). Но темпы эволюции у разных полов одного вида могут различаться (Darwin, 1871; Геодакян, 1965; McNamara, 2012).

Если гетерохронии, выявленные у *L. karpinskyi* и *L. bucki*, происходили одновременно у обоих полов (см. подглаву 4.3), то у видов *L. acrolophos* и *L.*

interrupta удалось выявить разные темпы эволюции у самок и самцов. У двух последних половой диморфизм выражается в строении замка раковины (см. Результаты 3.3.5 и 3.3.6 и Рисунок 50).

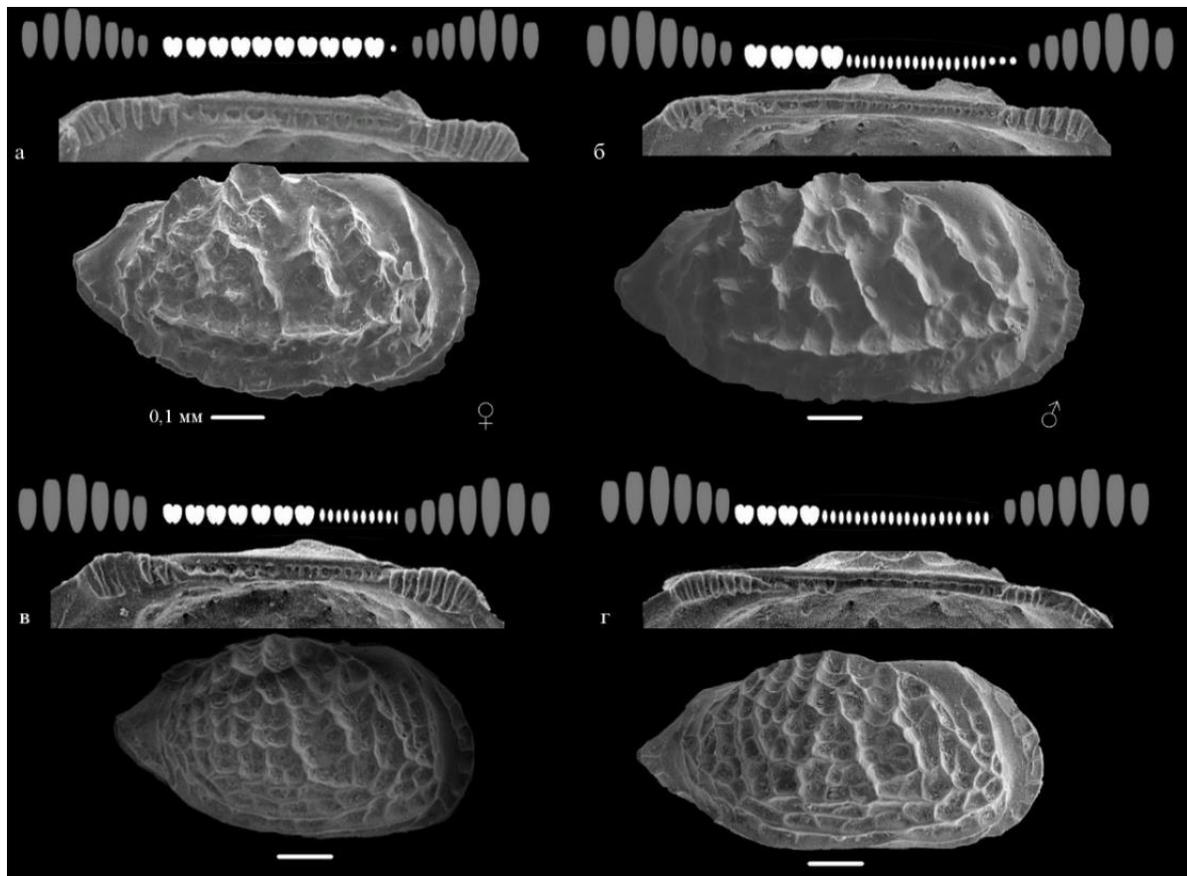


Рисунок 50. Половой диморфизм в строении замка *L. acrolophos* (а, б) и *L. interrupta* (в, г). Верхний келловей, разрез Михайловцемент: а – экз. МС-96, RV самки; б – экз. МС2-377, RV самца. Нижний келловей, разрез Михайловский рудник: в – экз. КМА2-154, RV самки; г – экз. КМА2-126, RV самца. На схематичном изображении замка раковины серым цветом отмечены элементы краевых зубов, белым – элементы желобка.

В онтогенезе *L. acrolophos* строение замка не отличаются у самок и самцов с А-7 до А-2 возрастных стадий. По строению желобка можно различать створки разных полов, начиная со стадий А-1 – А-2, то есть наблюдается преждевременный половой диморфизм (Рисунок 42).

Замок самцов *L. interrupta* также схож с замком предыдущих возрастных стадии (А-1 и А-2) по строению желобка: сохраняется ювенильный признак в виде мелких ямок в его задней половине (Рисунок 45). Т.е. произошла гетерохрония (педоморфоз).

Интересно отметить, что из 71 экз. *L. acrolophos* к взрослым особям относятся 14 экз., среди которых 3 карапакса самца, а из 52 экз. вида *L. interrupta* – 13 экз. принадлежат взрослым представителям, среди которых 3 самца. Т.е. неравное соотношение полов у морских остракод: 1:4, где самцов в 4 раза меньше (см. главу Обзор литературы 1.2), подтверждается и на изученном материале.

ВЫВОДЫ

1. Сходство скульптуры у взрослых представителей *Lophocythere karpinskyi* и *L. buckyi* возникает в результате гомоплазий (вторичная гомология), поскольку эти виды, хотя и являются близкородственными (их общий предок, вероятно, существовал в байосском веке), но представляют разные филогенетические ветви, т.к. их скульптура была разной на ранних стадиях онтогенеза.
2. В нижнекелловейских слоях встречаются экземпляры *Lophocythere*, у которых мозаично сочетаются признаки видов *L. ex gr. scabra*, *L. karpinskyi*, *L. bucki*, *L. tuberculatus* sp. nov. Это сочетание может свидетельствовать о смене адаптивных норм под действием дестабилизирующего отбора вследствие успешного освоения родом *Lophocythere* Среднерусского моря, что выражается в разнообразии видов и их большой биомассе.
3. Морфология раковин у *Lophocythere bucki* и *L. karpinskyi* в средне- и позднекелловейское время (в интервале продолжительностью около 370 000 лет) остается стабильной, несмотря на изменения палеоэкологических условий, т.е. эволюция видов была филетической.
4. Сравнение представителей видов *Lophocythere bucki* и *L. karpinskyi* из раннего и средне-позднекелловейского интервалов позволило выявить в этой линии гетерохронии (ювенильный признак начал проявляться на раковинах взрослых представителей), которые сформировались на ранне-среднекелловейском рубеже.
5. У самцов *Lophocythere acrolophos* и *L. interrupta* в строении замка обнаружен признак, который возник в результате педоморфоза. Этот феномен ранее описывался только на позднекайнозойском материале, а у мезозойских форм зафиксирован впервые. Кроме того, у *L. acrolophos* выявлен преждевременный половой диморфизм.
6. У вида *Palaeocytheridea (P.) kalandadzei* наблюдается гетерохрония – со временем меняется мезоскульптура (у более поздних форм она сглаживается). Однако уровни разреза, на которых появились экземпляры

с измененной мезоскульптурой, не совпадают с рубежами перестройки комплексов остракод (палеоэкологическими перестройками), т.е. это явление невозможно объяснить реакцией на перемену условий.

7. У вида *Camptocythere (C.) lateres* наблюдается гетерохрония, выраженная в меньшем проявлении ювенильных признаков с течением времени на раковинах взрослых представителей (пераморфоз). Уровни разреза, на которых наблюдаются гетерохронические изменения не совпадают со сменой палеоэкологических обстановок (то есть с рубежами перестройки комплексов остракод) и отражают филетическую эволюцию вида.
8. Онтогенезы у изученных средне-позднекелловейских и оксфордских лофоцитер не менялись на протяжении всего изученного промежутка времени (370 000 лет), что свидетельствует о стазисе в эволюции этих видов остракод. В отличие от *Camptocythere (C.) lateres* и *Palaeocytheridea (P.) kalandadzei* у которых наблюдаются гетерохронические перестройки, охватывающие интервал около 850 000 лет.
9. В целом на материале по юрским остракодам, обитавшим в морях восточной части Европы, можно сделать вывод, что необратимые микроэволюционные процессы, выразившиеся в конечном счете в морфологических изменениях раковины, занимали огромные интервалы времени, измеряемые сотнями тысяч лет. Эти процессы не были связаны с вариациями среды обитания.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает самую искреннюю благодарность и глубочайшую признательность своим научным руководителям – Журавлеву А.Ю. и Тесаковой Е.М. за всестороннюю помощь, поддержку, конструктивную критику, советы на протяжении всей работы.

Автор глубоко признателен Лысенкову С.Н. (МГУ) и Конорову Е.А. (ИОГен РАН) за обсуждение работы, всестороннюю помощь и моральную поддержку.

От всей души автор признателен всему коллективу кафедры биологической эволюции МГУ за поддержку и помощь на всех этапах работы.

Искреннюю благодарность и уважение автор выражает Мельниковой Л.М. (ПИН РАН) за обсуждение результатов работы и важные рекомендации.

Автор благодарит Петрунину А.С. (МГУ) за рецензирование выпускной аспирантской работы, легшей в основу настоящей диссертации.

Отдельная благодарность коллективу юрской группы, изучившей и опробовавшей на микрофауну разрезы – Рогову М.А., Ипполитову А.П. (ГИН РАН), Киселеву Д.Н. (ЯГПУ), Сельцеру В.Б. (СГУ), Иванову А.В. (СГТУ), Гужову А.В. (ПИН РАН), Гуляеву Д.Б. (Комиссия по юрской системе МСК России).

Глубокую признательность автор выражает Гужикову А.Ю. и Суринскому А.М. (СГУ) за расчет орбитально-климатических циклов по петромагнитным данным.

Автор благодарит Богданова А.Г. (МГУ) и Ракитова Р.А. (ПИН РАН) за дополнительные сеансы работы на СЭМ.

Искреннюю благодарность автор выражает Миньковой Н.О. (СевГУ) и Бахаревой С.Р. (МПГУ) за помощь в начале научного пути

А также глубочайшую благодарность автор выражает своим родным и друзьям за поддержку, терпение и понимание.

Работа выполнена в рамках темы госзадания АААА-А16-116021660031-5 и АААА-А16-116033010096-8 (МГУ), 0135-2018-0036 (ГИН РАН), при частичной поддержке РФФИ 18-05-00501.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1) Андреев Ю.Н. Половой диморфизм меловых остракод из Гиссаро-Таджикской области // Ископаемые остракоды. Киев: Наукова Думка. 1966. С. 50–66.
- 2) Бронштейн З.С. Ostracoda пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные // М., Л.: АН СССР, 1947. Т. 2, вып.1. 340 с.
- 3) Габдуллин Р.Р. Историческая геология // М.: МГУ. 2005. Т. 1. 246 с.
- 4) Геодакян В.А. Роль полов в передаче и преобразовании генетической информации // Проблемы передачи информации. 1965. Т. 1. №. 1. С. 105–112.
- 5) Геодакян В.А. Дифференциальная смертность и норма реакции мужского и женского пола // Журнал общей биологии 1974. Т. 35. №. 3. С. 376–385.
- 6) Глинских Л.А., Костылева В.А. Микропалеонтологические и седиментологические свидетельства бореальной трансгрессии в байосе-бате окрестностей Саратова // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии (материалы V Всероссийского совещания) / Под ред. В.А. Захарова. Екб: ИздатНаукаСервис. 2013. С. 44–46.
- 7) Дарвин Ч.Р. Происхождение видов путем естественного отбора // М: Просвещение. 1987. 383 с.
- 8) Дзюба О.С., Гужиков А.Ю., Маникин А.Г., Шурыгин Б.Н., Грищенко В.А., Косенко И.Н., Суринский А.М., Сельцер В.Б., Урман О.С. Магнито- и углеродно-изотопная стратиграфия нижнего-среднего бата разреза Сокурский тракт (Центральная Россия): значение для глобальной корреляции // Геология и геофизика. 2017. Т. 58. №. 2. С. 250–272.
- 9) Журавлев А.Ю. Сотворение Земли. Как живые организмы создавали наш мир // М.: Альпина нон-фикш. 2018. 272 с.
- 10) Занина Е.И., Поленова Е.И. Основы палеонтологии // М: Гостоптехиздат. 1960. Т. 8. 515 с.

- 11) Иванова В.А. Новый среднеордовикский род остракод // Палеонтологический журнал. 1971. Т. 1. С. 62–66.
- 12) Иванова В.А. Остракоды раннего и среднего ордовика. Подотряд Hollinomorpha // М.: Наука. 1979. 217 с.
- 13) Карамышева-Елпатьевская В.Г. Южная часть Ульяновско-Саратовского прогиба и юго-западные районы Волго-Уральской антеклизы // Стратиграфия СССР. Юрская система. М: Недра. 1972. С. 67–69.
- 14) Лев О.М., Кравец В.С. Юрские остракоды тимано-Печорского региона и их стратиграфическое значение // Стратиграфия триасовых и юрских отложений нефтегазоносных бассейнов СССР. Л. 1982. С 65–78.
- 15) Любимова П.С. Остракоды мезозойских отложений Среднего Поволжья и Общего Сырта // Труды ВНИГРИ. Новая серия. 1955. Т. 84. С. 3–190.
- 16) Марков А.В., Наймарк Е.Б. Избирательное вымирание специализированных таксонов и его роль в эволюции биоты // Журнал общей биологии. 1994. Т. 55. №. 6. С. 673–83.
- 17) Марков А.В., Коротаев А.В. Динамика разнообразия фанерозойских морских животных соответствует модели гиперболического роста // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68. №. 1. С. 3–18.
- 18) Маслакова Н.И., Горбачик Т.Н., Алексеев А.С., Микрорпалеонтология: Учебник // М.: МГУ. 1995. 256 с.
- 19) Мокиевский В.О. Экология морского мейобентоса // М: КМК. 2009. 286 с.
- 20) Мокиевский В.О., Колбасова Г.Д., Пятаева С.В., Цетлин А.Б. Мейобентос. Методическое пособие по полевой практике // М: КМК. 2015. 199 с.

- 21) Никитенко Б.Л. Стратиграфия, палеобиогеография и биофации юры Сибири по микрофауне (фораминиферы и остракоды) // Новосибирск: Параллель. 2009. 680 с.
- 22) Николаева И.А., Аладин Н.В. Общая характеристика кайнозойских остракод. Практическое руководство по микрофауне СССР. Остракоды кайнозоя // С-Пб.: Недра. 1989. С. 7–26.
- 23) Практическое руководство по микрофауне СССР // Л.: Недра. 1990. Т. 4. 356 с.
- 24) Преображенская В.Н. Фаунистические комплексы юрских отложений территории Курской магнитной аномалии и их связь с фациями // Тр. ВНИГРИ. 1961. Т. 3. Вып. 29. С. 227–230.
- 25) Рупперт Э.Э. Зоология беспозвоночных: Функциональные и эволюционные аспекты // М.: Академия. 2008. Т. 3. 485 с.
- 26) Сазонова И.Г., Сазонов Н.Т. Палеогеография Русской платформы в юрское и меловое время // Труды научно-исследовательского геолого-разведывательного нефтяного института. Л.: Недра. 1967. 260 с.
- 27) Сарв Л.И. Половой диморфизм у древнепалеозойских остракод // Ископаемые остракоды. Киев: Наукова думка. 1966. С. 14–21.
- 28) Северцов А.С., Теория эволюции: учебник для студентов вузов, обучающихся по направлению «Биология» // М.: ВЛАДОС. 2005. 380 с.
- 29) Степанов И.А., Казанский А.Ю., Киселев Д.Н., Косарева Л.Р., Рогов М.А., Тесакова Е.М., Щепетова Е.В., Шурупова, Я.А. Возможности петромагнитных методов при палеоэкологических реконструкциях на примере юрских отложений (келловей-нижний оксфорд) разреза Михайловцемент (Рязанская область) // Вестник Московского университета. Серия 4: Геология. 2019. №. 2. С. 30–38.

- 30) Тесакова Е.М., Стреж А.С., Гуляев Д.Б. Новые остракоды из нижнего келловоя Курской области // Палеонтологический журнал. 2009. №. 3. С. 25–36.
- 31) Тесакова Е.М. Остракоды рода *Palaeocytheridea* Mandelstam в средней и верхней юре Европы. 1. Развитие представлений об объеме рода и результаты его ревизии // Палеонтологический журнал. 2013. №. 3. С. 25–38.
- 32) Тесакова Е.М. Юрские ракушковые раки (Ostracoda) европейской части бывшего СССР: трудности и успехи изучения // Успехи современной биологии. 2020. Т. 140. №. 1. С. 73–86.
- 33) Тесакова Е.М., Стреж А.С., Гуляев Д.Б. Новые остракоды из нижнего келловоя Курской области // Палеонтологический журнал. 2009. №. 3. С. 25–36.
- 34) Тесакова Е.М., Шурупова Я.А., Устинова М.А. Стратиграфия келловоя и нижнего оксфорда разреза Михайловцемент (Рязанская обл.) по микрофауне и наннопланктону // Труды ГИН РАН. 2017. Вып. 615. С. 264–300.
- 35) Хазанович К.К., Попов Л.Е., Мельникова Л.М. Беззамковые брахиоподы, остракоды (Брадорииды) и хиолительминты из Саблинской свиты Ленинградской области // Палеонтологический журнал. 1984. №. 4. С. 33–47.
- 36) Шорников Е.И. О половом диморфизме и изменчивости представителей рода *Leptocythere* // Ископаемые остракоды. Киев: Наукова думка. 1966. С. 73–79.
- 37) Шорников Е.И. Новое семейство ракушковых рачков (Ostracoda) из супралиторали Курильских островов // Зоологический журнал. 1969. Т. 48, №. 4. С. 495–498.
- 38) Шорников Е.И. Таксономические замечания в отношении остракод Понто-Каспийского бассейна // Палеонтологический журнал. 2017. Т. 5. С. 56–63.
- 39) Шорников Е.И., Михайлова Е.Д. Остракоды *Bythocytheridae* раннего этапа развития: Сравнительная морфология, палеоэкология, пути эволюции // М: Наука. 1990. 200 с.

- 40) Шорников Е.И., Зенина М.А. Остракоды как индикаторы состояния и динамики водных экосистем (на примере залива Петра Великого Японского моря) // Владивосток: Дальнаука. 2014. 334 с.
- 41) Шурупова Я.А. Эволюция остракодовой биоты Восточно-Европейской платформы в байосе-бате (средняя юра) // Дис. магистра биологии. МГГУ им. М.А. Шолохова, Москва. 2015. 64 с.
- 42) Шурупова Я.А., Тесакова Е.М., Колпенская Н.Н., Сельцер В.Б., Иванов А.В. Саратовское Поволжье в позднем байосе (средняя юра): палеогеография, реконструированная по остракодам // Жизнь Земли. 2016. Т. 38. №. 1. С. 22–37.
- 43) Шурупова Я.А., Тесакова Е.М. Палеобиогенетический метод детализации биостратиграфических шкал (на примере остракодовой шкалы Русской платформы для конца байоса – начала бата) // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. М. 2017. С. 246–250.
- 44) Шурупова Я.А., Тесакова Е.М. Остракоды (Ostracoda, Crustacea) как модельные объекты для изучения эволюции полового диморфизма // Журнал общей биологии. 2020. Т. 81. №. 4. С. 1–11.
- 45) Abe K. Population structure of *Keljella bisanensis* (Okubo) (Ostracoda, Crustacea) – An inquiry into how far the population structure will be preserved in the fossil record // Journal of the Faculty of Science. University of Tokyo, Section 2: Geology, Mineralogy, Geography, Geophysics. 1983. V. 20. P. 443–488.
- 46) Abe K., Reyment R.A., Bookstein F.L., Honigstein A., Almogi-Labin A., Rosenfeld A., Hermelin O. Microevolution in two species of ostracods from the Santonian (Cretaceous) of Israel // Historical Biology. 1988. V. 1. №. 4. P. 303–322.
- 47) Abe K., Vannier J. Mating behavior in the podocopid ostracode *Bicornucythere bisanensis* (Okubo, 1975): rotation of a female by a male with asymmetric fifth limbs // J. Crustac. Biol. 1991. V. 11. №. 2. P. 250–260.

- 48) Arenz A.L., Tran T., Koyama K.H., Marin Gomez A.M., Rivera A.S. Sexually dimorphic eye-loss driven by ecological selection in an ostracod crustacean: support for the reproductive role hypothesis // *Integrative and comparative biol.* 2018. V. 58. №. 3. P. 431–440.
- 49) Armstrong H., Brasier M. *Microfossils* // John Wiley & Sons. 2005. 296 p.
- 50) Averianov A.O., Zverkov N.G. New diplodocoid sauropod dinosaur material from the Middle Jurassic of European Russia // *Acta Palaeontologica Polonica.* 2020. V. 65. №. 3. P. 499–509.
- 51) Badyaev A.V., Martin T.E. Sexual dimorphism in relation to current selection in the house finch // *Evolution.* 2000. V. 54. P. 987–997.
- 52) Bonaduce G., Danielopol. D.L. To see and not to be seen: The evolutionary problems of the Ostracoda Xestoleberididae // *Developments in Palaeontology and Stratigraphy.* 1988. V. 11. P. 375–398.
- 53) Bookstein F.L. Random walk and the existence of evolutionary rates // *Paleobiology.* 1987. P. 446–464.
- 54) Brett C.E., Baird G.C. Coordinated stasis and evolutionary ecology of Silurian-Devonian marine biotas in the Appalachian Basin // *Geological Society of America Annual Meeting, Abstracts with Programs.* 1992. V. 24. P. A139.
- 55) Brett C.E., Ivany L.C., Schopf K.M. Coordinated stasis: an overview // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.* 1996. V. 127. P. 1–20.
- 56) Brusca R.C., Brusca G.J. *Invertebrates* // Basingstoke. 2003. 936 pp.
- 57) Budd A.F. Tracing the long-term evolution of a species complex: Examples from the *Montastraea* “annularis” complex // *Palaeoworld.* 2010. V. 19. №. 3–4. P. 348–356.

- 58) Charlesworth B. Some quantitative methods for studying evolutionary patterns in single characters // *Paleobiology*. 1984. P. 308–318.
- 59) Cohen A.C. Comparison of myodocopid ostracodes in two zones of the Belize barrier reef near Carrie Bow Cay with changes in distribution 1978–1981 // *Bulletin of Marine Science*. 1989. V. 45. P. 316–337.
- 60) Cohen A.C, Morin J.G. Patterns of reproduction in ostracodes: a review // *Journal of Crustacean Biology*. 1990. V. 10. №. 2. P. 184–211.
- 61) Crampton J.S., Gale A.S. A plastic boomerang: speciation and intraspecific evolution in the Cretaceous bivalve *Actinoceramus* // *Paleobiology*. 2005. V. 31. №. 4. P. 559–577.
- 62) Cronin T.M. Speciation and stasis in marine Ostracoda: climatic modulation of evolution // *Science*. 1985. V. 227. №. 4682. P. 60–63.
- 63) Cronin T.M. Geographical isolation in marine species: Evolution and speciation in Ostracoda, I // *Developments in Palaeontology and Stratigraphy*. Elsevier. 1988. V. 11. P. 871–889.
- 64) Darwin Ch. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life* // London: John Murray. 1859. 502 pp.
- 65) Darwin Ch. *The descent of man, and selection in relation to sex* // D. Appleton. 1871. V. 2. 436 pp.
- 66) Elewa A.M.T. Morphological variability and adaptability in Egyptian Eocene ostracod species *Paracosta mokattamensis* (Bassiouni) // *Migration of Organisms*. Springer. Berlin. Heidelberg. 2005. P. 71–83.
- 67) Eldredge N., Gould S.J., *Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism* // *Essential readings in evolutionary biology*. 1972. P. 82–115.

- 68) Fisher R.A. The genetical theory of natural selection // Clarendon Press, Oxford. 1930. 308 pp.
- 69) Futuyma D.J. Evolution // Sinauer & Associates. Inc., Sunderland, Massachusetts. 2005. 603 pp.
- 70) Gould S.J. Ontogeny and phylogeny // Harvard University Press. 1977. 501 pp.
- 71) Gould S.J. Punctuated equilibrium in fact and theory // Journal of social and biological structures. 1989. V. 12. №. 2–3. P. 117–136.
- 72) Jaanusson V. Functional morphology of the shell in platycope ostracodes – a study of arrested evolution // Lethaia. 1985. V. 18. №. 1. P. 73–84.
- 73) Haeckel E. Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von C. Darwin reformirte Descendenz-Theorie, etc // Berlin, Reimer. 1866. V. 2. 461 pp.
- 74) Hamilton W.D. Extraordinary sex ratios // Science. 1967. V. 156. №. 3774. P. 477–488.
- 75) Harvey T.H., Vélez M.I., Butterfield N.J. Exceptionally preserved crustaceans from western Canada reveal a cryptic Cambrian radiation // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2012. V. 109. №. 5. P. 158–1594.
- 76) Henningsmoen G. On certain features of palaeocene ostracodes // Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar. 1965. V. 86. №. 4. P. 329–394.
- 77) Herngreen G.F.W., Lissenberg Th., de Boer K.F., Romein B.J., Wijker N.C. Middle Callovian beds in the Achterhoek, Eastern Netherlands // Mededelingen Rijks Geologische Dienst. 1983. V. 37. №. 3. P. 1–29.
- 78) Hodin J. Plasticity and constraints in development and evolution // Journal of Experimental Zoology. 2000. V. 288. №. 1. P. 1–20.

- 79) Hopkins M.P., Webster M. Ontogeny and geographic variation of a new species of the corynexochine trilobite *Zacanthopsis* (Dyeran, Cambrian) // *Journal of Paleontology*. 2009. V. 83 №. 4. P. 524–547.
- 80) Horne D.J., Danielopol D.L., Martens K. Chapter 10: Reproductive behaviour. In: Martens K. (ed.) *Sex and Parthenogenesis: Evolutionary Ecology of Reproductive Modes in Non-Marine Ostracods* // Leiden: Backhuys Publishers. 1998. P. 157–195.
- 81) Horne D.J., Cohen A., Martens K. Taxonomy, morphology and biology of Quaternary and living Ostracoda // *The Ostracoda: applications in Quaternary research*. 2002. V. 131. P. 5–36.
- 82) Horne D.J., Smith R.J., Whittaker J.E., Murray J.W. The first British record and a new species of the superfamily *Terrestricytheroidea* (Crustacea, Ostracoda): morphology, ontogeny, lifestyle and phylogeny // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2004 V. 142. №. 2. P. 253–88.
- 83) Hou X., Williams M., Siveter D.J., Siveter D.J., Aldridge R.J., Sansom R.S. Soft-part anatomy of the Early Cambrian bivalved arthropods *Kunyangella* and *Kunmingella*: significance for the phylogenetic relationships of *Bradoriida* // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2010. V. 277. №. 1689. P. 1835–1841.
- 84) Howe H.V., Kesling R.V., Scott H.W. Morphology of living Ostracoda // *Treatise on invertebrate paleontology, Part Q, Arthropoda*. 1961.V. 3. P. 3–19.
- 85) Hull P.M., Norris R.D. Evidences for abrupt speciation in a classic case of gradual evolution // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2009. V. 106. №. 50. P. 21224–21229.
- 86) Hunt G. Gradual or pulsed evolution: when should punctuational explanations be preferred // *Paleobiology*. 2008. V. 34. №. 3. P. 360–377.
- 87) International chronostratigraphic chart v2019.05.

- 88) Kamiya T. Different sex-ratios in two recent species of *Loxoconcha* (Ostracoda) // *Senckenbergiana, Lethea*. 1988. V. 68. P. 337–345.
- 89) Kamiya T. Heterochronic dimorphism of *Loxoconcha uranouchiensis* (Ostracoda) and its implication for speciation // *Paleobiology*. 1992. P. 221–236.
- 90) Karanovic I. Recent freshwater ostracods of the world: Crustacea, Ostracoda, Podocopida // Springer Science & Business Media. 2012. 608 pp.
- 91) Kellog D.E. Phenology of morphologic change in radiolarian lineages from deep-sea cores: implications for macroevolution // *Paleobiology*. 1983. V. 9. №. 4. P. 355–362.
- 92) Kidwell S.M., Holland S.M. The quality of the fossil record: implications for evolutionary analyses // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2002. V. 33. №. 1. P. 561–588.
- 93) Kidwell S.M. Time-averaging and fidelity of modern death assemblages: Building a taphonomic foundation for conservation palaeobiology // *Palaeontology*. 2013. V. 56. №. 3. P. 487–522.
- 94) Knappertsbusch M. Evolutionary prospection in the Neogene planktic foraminifer *Globorotalia menardii* and related forms from ODP Hole 925B (Ceara Rise, west tropical Atlantic): evidence for gradual evolution superimposed by long distance dispersal? // *Swiss Journal of Palaeontology*. 2016. V. 135. P. 205–248.
- 95) Knell R.J., Naish D., Tomkins J.L., Hone D.W. Sexual selection in prehistoric animals: detection and implications // *Trends in ecology & evolution*. 2013. V. 28. №. 1. P. 38–47.
- 96) Linneaus C.V. *Fauna Suecica*. Stockholm. 1746. 345 pp.
- 97) Malmgren B.A., Berggren W.A., Lohmann G.P. Evidence for punctuated gradualism in the Late Neogene *Globorotalia tumida* lineage of planktonic foraminifera // *Paleobiology*. 1983. V. 9. №. 4. P. 377–389.

- 98) Malz H. Die Gattung Macrodentina und einige andere Ostracoden-Arten aus dem Oberen Jura von NW-Deutschland, England und Frankreich // *Abhandlungen Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*. 1958. V. 497. P. 1–67.
- 99) Martins F.M.J. Adult sex-ratio in ostracods and its implications for sexual selection // *Invertebrate Reproduction & Development*. 2019. V. 63. №. 3. P. 1–11.
- 100) Martins M.J., Hunt G., Lockwood R., Swaddle J.P., Horne D.J. Correlation between investment in sexual traits and valve sexual dimorphism in Cyprideis species (Ostracoda) // *PLoS ONE*. 2017. V. 2. №. 7. P. 1–19.
- 101) Martins M.J.F., Puckett T.M., Lockwood R., Swaddle J.P., Hunt G. High male sexual investment as a driver of extinction in fossil ostracods // *Nature*. 2018. V. 556. №. 7701. P. 366–369.
- 102) Matzke-Karasz R., Smith R.J., Symonova R., Miller C.G., Tafforeau P. Sexual intercourse involving giant sperm in Cretaceous ostracode // *Science*. 2009. V. 324. №. 5934. P. 1535–1535.
- 103) Matzke-Karasz R., Neil J.V., Smith R.J., Symonová R., Mořkovský L., Archer M., Hand S.J., Cloetens P., Tafforeau P. Subcellular preservation in giant ostracod sperm from an early Miocene cave deposit in Australia // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2014. V. 281. №. 1786. P. 1–9.
- 104) McGregor D.L., Kesling R.V. Copulatory adaptations in ostracods. Part II. Adaptations in living ostracods // *Contributions from the museum of paleontology*. Ann Arbor: The University of Michigan. 1969. P. 221–239.
- 105) McLeod N. Punctuated anagenesis and the importance of stratigraphy to paleobiology // *Paleobiology*. 1991. V. 17. №. 2. P. 167–188.
- 106) McMenamin M.A.S. Bradoriids (Arthropoda) and the Cambrian Diversification // *Geosciences*. 2020. V. 10. №. 4. 119 pp.

- 107) McNamara K.J. Heterochrony: the evolution of development // *Evolution: Education and Outreach*. 2012. V. 5. №. 2. P. 203–218.
- 108) Melnikova L.M., Siveter D.J., Williams M. Cambrian Bradoriida and Phosphatocopida (Arthropoda) of the Former Soviet Union // *Journal of Micropalaeontology*. 1997. V. 16. №. 2. P. 179–191.
- 109) Minati K., Cabral M.C., Pipík R., Danielopol D.L., Linhart J., Neubauer W. Morphological variability among European populations of *Vestalenula cylindrica* (Straub) (Crustacea, Ostracoda) // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2008. V. 264. P. 296–305.
- 110) Mitta V., Kostyleva V., Dzyuba O., Glinskikh L., Shurygin B., Seltzer V., Ivanov A., Urman O., Biostratigraphy and sedimentary setting of the Upper Bajocian – Lower Bathonian in the vicinity of Saratov (Central Russia) // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*. 2014. V. 271. №. 1. P. 95–121.
- 111) Moore R.C. Treatise Part Q, Arthropoda 3 - Crustacea, Ostracoda // *Geological Society of America and University of Kansas Press*. 1961. 442 pp.
- 112) Neale J.W. Ostracods and palaeosalinity reconstruction // *Ostracoda in the Earth sciences*. 1988. P. 125–155.
- 113) Neale J.W., Kilenyi T.I. New species of *Mandelstamia* (Ostracoda) from the English Mesozoic // *Palaeontology*. 1961. V. 3. P. 439–449.
- 114) Newman W.A. Origin of the Ostracoda and their maxillopodan and hexapodan affinities // *Hydrobiologia*. 2005. V. 538. P. 1–21.
- 115) Nowak H., Harvey T.H., Liu H.P., McKay R.M., Servais T. Exceptionally preserved arthropodan microfossils from the Middle Ordovician Winneshiek Lagerstätte, Iowa, USA // *Lethaia*. 2018. V. 51. №. 2. P. 267–276.
- 116) Okubo I. Five Species of *Callistocythere* (Ostracoda) from the Inland Sea of Seto // *Researches on Crustacea* (Carcinologic Soc. of Japan). 1979. V. 9. P. 13–25.

- 117) Olempska E. Gradual evolutionary transformations of ontogeny in an Ordovician ostracod // *Lethaia*. 1989. V. 22. P. 159–168.
- 118) Ozawa H. The history of sexual dimorphism in Ostracoda (Arthropoda, Crustacea) since the Palaeozoic. Sexual dimorphism // InTech, Rijeka, Croatia. 2013. P. 51–80.
- 119) Philiptschenko J. Variabilitat und variation // Berlin, Borntraeger. 1927. 116 pp.
- 120) Pokorný V. Ostracodes. In Introduction to marine micropaleontology // Elsevier Science BV. 1998. P. 109–149.
- 121) Reyment R.A. Speciation in a Late Cretaceous lineage *Veenia* (Ostracoda) // *Journal of Micropalaeontology*. 1982a. V. 1. №. 1. P. 37–44.
- 122) Reyment R.A. Analysis of trans-specific evolution in Cretaceous ostracods // *Paleobiology*. 1982b. V. 8. № .3. P. 293–306.
- 123) Reyment R.A. Phenotypic evolution in a lineage of the Eocene ostracod *Echinocythereis* // *Paleobiology*. 1985. P. 174–194.
- 124) Reyment R.A. Evolutionarily significant polymorphism in marine ostracods // *Developments in Palaeontology and Stratigraphy*. Elsevier. 1988. V. 11. P. 987–1001.
- 125) Reyment R.A. Ornamental and shape variation in *Hemicytherura fulva* McKenzie, Reyment and Reyment (Ostracoda; Eocene, Australia) // *Revista Española de Paleontología*. 1993. V. 8. №. 2. P. 125–131.
- 126) Rivera A.S., Oakley T.H. Ontogeny of sexual dimorphism via tissue duplication in an ostracod (Crustacea) // *Evolution & development*. 2009. V. 11. №. 2. P. 233–243.
- 127) Rivers T.J., Morin J.G. Complex sexual courtship displays by luminescent male marine ostracods // *Journal of Experimental Biology*. 2008. V. 211. P. 2252–2262.

- 128) Salas M.J., Vannier J., Williams M. Early Ordovician ostracods from Argentina: their bearing on the origin of the binodicope and palaeocope clades. // *Journal of Paleontology*. 2007. V. 81. P. 1384–1395.
- 129) Schornikov E.I., Tsareva O.A. Heterochrony in shell sculpture development within the ostracode genus *Hemicythere* // *Russian Journal of Marine Biology*. 2002. V. 28. №. 1. P. 7–18.
- 130) Scotese C.R. PALEOMAP PaleoAtlas for GPlates and the PaleoData Plotter Program, PALEOMAP Project. 2016 // <http://www.earthbyte.org/paleomap-paleoatlas-for-gplates/>
- 131) Scott H.W., Wainwright J., Moore R.C. Dimorphism of Ostracoda. In *Treatise on Invertebrate Paleontology, Arthropoda 3, Ostracoda*. Moore édit. Wisconsin. 1961. P. 37–43.
- 132) Sepkoski D.C. The “Species Concept” and the beginnings of paleobiology // *Species and speciation in the fossil record*. University of Chicago Press. 2016. P. 9–27.
- 133) Shaw R.F., Mohler J.D. The selective significance of the sex ratio // *The American Naturalist*. 1953. V. 87. №. 837. P. 337–342.
- 134) Siveter D.J., Williams M., Waloszek D. A phosphatocopid crustacean with appendages from the Lower Cambrian // *Science*. 2001. V. 293. №. 5529. P. 479–481.
- 135) Siveter D.J., Sutton M.D., Briggs D.E., Siveter D.J. An ostracode crustacean with soft parts from the Lower Silurian // *Science*. 2003a. V. 302. №. 5651. P. 1749–1751.
- 136) Siveter D.J., Waloszek D., Williams M. An early Cambrian phosphatocopid crustacean with three-dimensionally preserved soft parts from Shropshire, England // *Special Papers in Palaeontology*. 2003b. №. 70. P. 9–30.

- 137) Siveter D.J., Briggs D.E., Siveter D.J., Sutton M.D. An exceptionally preserved myodocopid ostracod from the Silurian of Herefordshire, UK // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2010. V. 277. №. 1687. P. 1539–1544.
- 138) Siveter D.J., Briggs D.E., Siveter D.J., Sutton M.D., Joomun S.C. A Silurian myodocope with preserved soft-parts: cautioning the interpretation of the shell-based ostracod record // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2013. V. 280. №. 1752. P. 1–6.
- 139) Siveter D.J., Tanaka G., Farrell U.C., Martin M.J., Siveter D.J., Briggs D.E. Exceptionally preserved 450-million-year-old Ordovician ostracods with brood care // *Current Biology*. 2014. V. 24. №. 7. P. 801–806.
- 140) Siveter D.J., Briggs D.E., Siveter D.J., Sutton M.D. A well-preserved respiratory system in a Silurian ostracod // *Biology letters*. 2018. V. 14. №. 11. P. 1–5.
- 141) Shurupova Ya.A., Tesakova E.M. Detailed biostratigraphic scales as based on the palaeobiogenetical approach (an example of the Upper Bajocian–Lower Bathonian ostracod scale of the Russian Platform) // *Volumina Jurassica*. 2017. V. 15. №. 1. P.121–138.
- 142) Shurupova Ya.A., Tesakova E.M. Species Interrelatedness in the Genus *Lophocythere* Silvester-Bradley, 1948 (Ostracoda) in the Late Callovian of the Russian Plate // *Paleontological Journal*. 2019. V. 53. №. 9. P. 54–59.
- 143) Smith A.J., Horne D.J., Martens K., Schön I. Class Ostracoda // *Thorp and Covich's freshwater invertebrates*. Academic Press. 2015. P. 757–780.
- 144) Speiser D.I., Lampe R.I., Lovdahl V.R., Carrillo-Zazueta B., Rivera A.S., Oakley T.H. Evasion of predators contributes to the maintenance of male eyes in sexually dimorphic *Euphilomedes* ostracods (Crustacea) // *Integrative and Comparative Biology*. 2013. V. 53. P. 78–88.

- 145) Strotz L.C., Allen A.P. Assessing the role of cladogenesis in macroevolution by integrating fossil and molecular evidence // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2013. V. 110. №. 8. P. 2904–2909.
- 146) Tesakova E.M. Callovian and Oxfordian Ostracodes from the Central Region of the Russian Plate // *Paleontological Journal*. 2003. V. 37. №. 2. P. 107–227.
- 147) Tesakova E.M. Late Callovian and Early Oxfordian ostracods from the Dubki section (Saratov area, Russia): implications for stratigraphy, paleoecology, eustatic cycles and palaeobiogeography // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen*. 2008. V. 249. №. 1. P. 25–45.
- 148) Tesakova E.M. Ostracods of the genus *Palaeocytheridea* Mandelstam in the Middle and Upper Jurassic of Europe: 2. Description of taxa // *Paleontological Journal*. 2013a. V. 47. №. 5. P. 485–494.
- 149) Tesakova E.M., Ostracode-Based Reconstruction of Paleodepths in the Early Callovian of the Kursk Region, Central Russia // *Paleontological Journal*. 2013b. V. 47. №. 10. P. 1–16.
- 150) Tesakova E.M., Shurupova Ya.A. Ostracod analysis of the Callovian and Lower Oxfordian deposits of the Mikhailovtsement section (Ryazan region): methods and results // *Palaeontology Journal*. 2018. №. 52. P. 1561–1582.
- 151) Tinn O., Meidla T. Phylogenetic relationships of Early Middle Ordovician ostracods of Baltoscandia // *Palaeontology*. 2004. V. 47. P. 199–221.
- 152) Tolmacheva T., Egerquist E., Meidla T., Tinn O., Holmer L. Faunal composition and dynamics in unconsolidated sediments: a case study from the Middle Ordovician of the East Baltic // *Geological Magazine*. 2003. V. 140. №. 1. P. 31–44.
- 153) Triebel E. *Camptocythere*, eine neue Ostracoden-Gattung aus dem Dogger Norddeutschlands // *Senckenbergiana*. 1950. V. 31. №. 3–4. P. 197–208.

- 154) Tsukagoshi A. Natural history of the brackish-water ostracode genus *Ishizakiella* from East Asia: evidence for heterochrony // *Journal of Crustacean Biology*. 1994. V. 14. P. 295–313.
- 155) Tsukagoshi A. Chapter 2: Geobiological history perused by researches for Ostracoda // *Diversity of Organisms, Organism Science in the 21th Century Series 2*. Tokyo: Baifukan. 2007. P. 37–70 (in Japanese).
- 156) Tsukagoshi A., Kamiya T. Heterochrony of the ostracod hingement and its significance for taxonomy // *Biological Journal of the Linnean Society*. 1996. V. 57. P. 343–370.
- 157) Vannier J., Williams M., Alvaro J.J., Vizcaïno D., Monceret S., Monceret E. New Early Cambrian bivalved arthropods from southern France // *Geological Magazine*. 2005. V. 142. №. 6. P. 751–763.
- 158) Wake D.B., Wake M.H., Specht C.D. Homoplasy: from detecting pattern to determining process and mechanism of evolution // *Science*. 2011. V. 331. №. 6020. P. 1032–1035.
- 159) Wang H., Matzke-Karasz R., Horne D.J., Zhao X., Cao M., Zhang H., Wang B. Exceptional preservation of reproductive organs and giant sperm in Cretaceous ostracods // *Proceedings of the Royal Society B*. 2020. V. 287. №. 1935. P. 1–8.
- 160) Weller J.M. *The Course of Evolution* // McGraw-Hill, New York. 1969. 696 pp.
- 161) Wierzbowski H., Rogov M. Reconstructing the palaeoenvironment of the Middle Russian Sea during the Middle–Late Jurassic transition using stable isotope ratios of cephalopod shells and variations in faunal assemblages // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2011. V. 299. №. 1–2. P. 250–264.
- 162) Wierzbowski H., Anczkiewicz R., Bazarnik J., Pawlak J. Strontium isotope variations in Middle Jurassic (Late Bajocian–Callovian) seawater: Implications for

- Earth's tectonic activity and marine environments // *Chemical Geology*. 2012. V. 334. P. 171–181.
- 163) Whatley R.C., Stephens J.M. Precocious sexual dimorphism in fossil and recent Ostracoda // *Aspects of ecology and zoogeography of Recent and fossil Ostracoda*. 1977. P. 69–91.
- 164) Wilkinson I.P., Kolpenskaya N.N., Whatley R.C. The temporal and spatial distribution of *Mandelstamia*, with particular emphasis on the Kimmeridgian and Volgian // *Bull. du Centre Recherche Elf Exploration et Production, Memoire*. 1998. V. 20. P. 329–345.
- 165) Wilkinson I.P. Quinn P.S., Williams M., Taylor J., Whitbread I.K., *Ceramic Micropalaeontology* // *The Oxford Handbook of Archaeological Ceramic Analysis*. Oxford University Press, Oxford. 2016. 768 pp.
- 166) Williams M., Siveter D.J., Popov L.E., Vannier J.M.C. Biogeography and affinities of the bradoriid arthropods; cosmopolitan microbenthos of the Cambrian seas // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2007. V. 248. P. 202–232.
- 167) Williams M., Siveter D.J., Salas M.J., Vannier J., Popov L.E., Pour M.G. The earliest ostracods: the geological evidence // *Senckenbergiana lethaea*. 2008. V. 88. №. 1. P. 11–21.
- 168) Williams M., Vannier J., Corbari L., Massabuau J.Ch. Oxygen as a Driver of Early Arthropod Micro-Benthos Evolution // *PLoS*. 2011. V. 6. №. 12. P. 1–13.
- 169) Wischer C.A. Die Gattung *Gomphocythere* in Nordwesdeutschland und das Problem der brackischen Ostracoden // *Micropaleontology*. 1957. V. 3. №. 3. P. 269–275.
- 170) Xing L., Sames B., McKellar R.C., Xi D., Bai M., Wan X. A gigantic marine ostracod (Crustacea: Myodocopa) trapped in mid-Cretaceous Burmese amber // *Scientific reports*. 2018. V. 8. №. 1. P. 1–9.

- 171) Yacobucci M.M. Towards a model for speciation in ammonoids // *Species and speciation in the fossil record*. 2016. P. 238–277.
- 172) Yamada S., Matzke-Karasz R., Heß M. How is a giant sperm ejaculator formed? Development of the Zenker organ after the last moult in *Pseudocandona marchica* (Crustacea, Ostracoda, Candonidae) // *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology*. 2014. V. 253. №. 6. P. 449–460.
- 173) Yamaguchi T., Honda R., Matsui H., Nishi H. Sexual shape dimorphism and selection pressure on males in fossil ostracodes // *Paleobiology*. 2017. V. 43. №. 3. P. 407–424.
- 174) Zhai D., Williams M., Siveter D.J., Harvey T.H., Sansom R.S., Gabbott S.E., Siveter D.J., Ma X., Zhou R., Liu Y., Hou X. Variation in appendages in early Cambrian bradoriids reveals a wide range of body plans in stem-euarthropods // *Communications Biology*. 2019. V. 2. №. 1. P. 1–6.
- 175) Zhang X., Pratt B.R. The first stalk-eyed phosphatocopine crustacean from the lower Cambrian of China // *Current Biology*. 2012. V. 22. №. 22. P. 2149–2154.